Untersuchungen

über

die Entwicklung von Aurelia aurita.

Inaugural-Dissertation

der

hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Rostock

zur

Erlangung der Doktorwürde

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

vorgelegt von

Walter Hein
aus Wiesbaden.

Mit zwei lithographischen Tafeln und fünf Figuren im Text.

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1900.

Referent: Herr Prof. Dr. SEELIGER.

(Separat-Abdruck aus: »Zeitschr. für wiss. Zoologie«. LXVII. Bd. 3. Heft.)

Meiner Mutter.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552717_0028

Die mannigfachen Kontroversen, welche in der Litteratur bezüglich der Embryologie der Scyphopolypen sich finden, sowie besonders die mehrfachen Streitfragen über die Entwicklung von Aurelia aurita ließen eine erneute genaue Untersuchung der entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse derselben wünschenswerth erscheinen.

Dieser Aufgabe unterzog ich mich auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. Seeliger, dem ich für seine liebenswürdige Unterstützung und wohlwollende Förderung bei meiner Arbeit zu aufrichtigem Dank verpflichtet bin.

Das den vorliegenden Untersuchungen zu Grunde liegende Material wurde auf den Entwicklungsstadien der Blastula und Gastrula den Subgenitalhöhlen soeben eingefangener Mutterthiere entnommen, und theils sofort zur Untersuchung dieser Stadien konservirt, theils in gut durchlüfteten Aquarien zur Aufzucht eingesetzt. Zur Konservirung wurde Alkohol abs., Formol, Chromosmiumessigsäure und Sublimatessigsäure angewandt. Besonders letzteres (Sublimat in Seewasser koncentrirt gelöst 100 Theile + Essigsäure 2 Theile) lieferte morphologisch und histologisch durchaus gut erhaltene Embryonen und Larven, welche dann mit alkoholischem Boraxkarmin in toto gefärbt zu Totalpräparaten Verwendung fanden, oder in Schnittserien von 3 bis 5 μ zerlegt mit Hämatoxylin gute Schnittpräparate abgaben. Wegen der gänzlichen Unmöglichkeit einer Orientirung der jüngeren Stadien mussten Massenschnitte der Embryonen dieser Stufen hergestellt werden, während die älteren Stadien (nach der Anheftung) entweder nach vorsichtigem Ablösen derselben oder mit

der Unterlage in Schnitte zerlegt wurden. Da die Untersuchungen der älteren Entwicklungsstufen an Thieren ausgeführt wurden, welche auf jüngeren Stadien in die Aquarien eingesetzt waren, und die Resultate theilweise so ganz verschieden von denen früherer Autoren waren, so erschien es rathsam, um mit Sicherheit event. in den Aquarien entstandenen pathologischen Erscheinungen aus dem Wege zu gehen, sämmtliche Entwicklungsvorgänge an frischem Material aus der Ostsee zu revidiren. Die Resultate, welche an den natürlichen Bedingungen ausgesetzten Larven gewonnen wurden, fielen mit den Ergebnissen der Untersuchung der Larven aus den Aquarien zusammen.

1. Blastulastadium.

Zur Untersuchung des Blastulastadiums sowie der Gastrulationsverhältnisse war es erforderlich, die fast durchweg kugeligen Embryonen in großer Anzahl in Schnitte zu zerlegen, da das Fehlen äußerlicher Anhaltspunkte eine Auswahl der verschiedenen Stadien selbst unter stärkeren Vergrößerungen unmöglich machte. Die Blastula- und eben so die jungen Gastrulastadien sind durch Dotteranhäufungen in ihren Zellen trüb und fast undurchsichtig, sie gestatten daher lebend oder als Totalpräparate nur einen äußerst unvollkommenen Einblick in ihre gewebliche Beschaffenheit. Nur das Studium einer großen Anzahl von Schnittserien und ein möglichst lückenloses Aneinanderreihen der auf einander folgenden Entwicklungsstufen können hier zu einer klaren Vorstellung der zum Theil recht komplicirten Entwicklungsvorgänge führen. Erschwert wird die Untersuchung durch die große Variabilität der Größe, welche die Embryonen zeigen, indem häufig gleich große Larven verschiedene Entwicklungsstufen, oder umgekehrt dieselben Stadien bedeutendere Größenunterschiede aufweisen, eine Erscheinung, welche auch an älteren Individuen häufig noch festgestellt werden kann.

Bei Aurelia aurita zeigt die Blastula eine kugelige Form; sie schwimmt mit Hilfe feiner Wimpern in rotirender Bewegung frei im Wasser umher. Bei Betrachtung im lebenden Zustande lassen sich nur die Wimpern und das im optischen Durchschnitt als heller nicht scharf umschriebener Fleck im Inneren des Körpers hervortretende Blastocoel nachweisen. Alle weiteren Untersuchungen dieses Stadiums sind auf Schnitte angewiesen. Hier zeigt sich die Blastula mit einem mehr oder minder großen Blastocoel ausgestattet, welches fast vollkommen central im Körper des Embryos gelegen ist. Die Blasto-

dermzellen grenzen das Blastocoel in gleichmäßiger Weise nach außen hin ab, ohne einen irgendwie bedeutenderen Unterschied in ihren Größenverhältnissen bemerken zu lassen (Fig. 1 und 2). Eine Differenzirung in zwei entgegengesetzte Pole, einen animalen und einen vegetativen, ist hierdurch unmöglich gemacht. Die einzelnen Blastodermelemente sind hochprismatische Zellen, deren Kerne bei jüngeren Entwicklungsstufen fast ganz am äußeren Rande gelegen sind, während die Zellräume meist fast vollständig mit Dottermassen erfüllt sind.

Nach meinen Beobachtungen an Larven von Aurelia aurita kann ich mich daher den Ansichten früherer Autoren nicht ganz anschließen. Während Haeckel größere und Claus kleinere Dimensionen des Blastocoels angeben, als meine Präparate es zeigen, so muss ich andererseits die Anschauung Goette's, dass die Zellen (5, p. 3) »vielmehr nur in einer Hemisphäre lang und schmal, in der anderen kürzer und dicker« sind, nach meinen Beobachtungen als nicht allgemein zutreffend betrachten. Von Aurelia flavidula berichtet Smith über diese Verhältnisse (7, p. 116): »the cells of the blastosphere are usually somewhat shorter at one pole than elsewhere« und Hyde bestätigt dies durch die Untersuchungen an Aurelia marginalis, Aurelia flavidula und Cyanea arctica. Trotzdem glaube ich bei Aurelia aurita an der obigen Beschreibung der Verhältnisse festhalten zu müssen; die Unterschiede der einzelnen Blastodermelemente erscheinen mir zu gering, und die verschieden geformten Zellen sind niemals auf bestimmte Regionen beschränkt, so dass es mindestens gewagt erscheinen dürfte, eine polare Differenzirung des jungen Keimes anzunehmen.

Die ersten Anzeichen einer Weiterentwicklung glaube ich darin erblicken zu müssen, dass einige Kerne aus dem Kreise der übrigen, ganz peripher gelegenen, herausrücken und mehr in die Mitte ihrer Zellen eintreten, um alsbald diese zu überschreiten und sich dem Blastocoel zu nähern. In Fig. 1 ist ein solcher wandernder Kern dargestellt. Bei Beginn dieser Wanderung lässt sich fürs Erste eine Veränderung der in Frage kommenden Zellen nicht feststellen, ist aber der Kern in der Nähe des Blastocoels angelangt, so beginnt die an den inneren Hohlraum angrenzende Zellwand sich gegen diesen hervorzuwölben, um dann, bei weiterem Vorrücken des Kernes, zuerst blasig, dann halbkugelförmig in das Blastocoel hineinzuragen. Das Protoplasma und die in der Zelle angehäuften Dottermassen machen die Bewegung des Kernes langsam mit, so dass bald die

Zelle ihre zuerst langprismatische Gestalt aufgiebt und nun keilförmig zwischen den übrigen Zellindividuen des Blastoderms eingelagert erscheint. In Fig. 2 ist dies näher erläutert. Im weiteren Verlauf der Wanderung dringen die einzelnen Zellpartien immer mehr nach innen vor, indem ihre der Furchungshöhle zugekehrten Theile sich dem Vordringen entsprechend von ihren Nachbarzellen ablösen, und hierdurch der Moment vorbereitet wird, in dem die Zelle frei in das Blastocoel hineinfällt. Hier nimmt die Zelle bald mehr oder minder kugelige Form an, da ein seitlicher Druck nicht mehr auf sie einwirkt, und ihr Kern löst sich nach kurzer Zeit in verschiedene kleinere oder größere Theilchen auf, welche durch geeignete Färbemittel längere Zeit noch konstatirt werden können. Da die Zellwände bald unkenntlich werden, und die angehäuften Dottermassen in Form kleinerer Klümpchen oder größerer Schollen frei im Blastocoel anzutreffen sind, intakte Kerne nicht mehr nachgewiesen werden können, sondern nur Chromatinkörnchen in größerer Anzahl sich zeigen, so glaube ich mit Bestimmtheit annehmen zu können, dass die eingewanderten Zellen einer raschen Degeneration im Blastocoel anheimfallen. Eine bestimmte Region, aus der die Zellen aus dem Blastoderm einwandern, ließ sich nicht feststellen, da ich meist nur eine einzige Zelle auf der Wanderung antraf. Hyde versucht bei Aurelia marginalis die Einwanderung der Zellen auf eine Delamination zurückzuführen und glaubt, dass die Zellen (8, p. 534) »nicht einfach aus der Keimblasenwand herausgelöst« werden: »denn die verschiedenen Zustände einer solchen Einwanderung werden niemals angetroffen«. Bei Aurelia flavidula sollen (8, p. 538) die »kleinen Zellen von der Wand abgeschnürt« werden, »während die großen aus der Gegend der kurzen Zellen (Poldifferenzirung d. V.) ganz einwandern«. Die Einwanderung der Blastodermzellen konnte ich bei Aurelia aurita in den verschiedenen Phasen genau beobachten, eine Delamination, wie von Hyde bei Aurelia marginalis oder eine Abschnürung und Einwanderung bei Aurelia flavidula mitgetheilt wird, ist nicht zur Beobachtung gelangt. Die einzige Art und Weise, wie die Zellen in das Blastocoel gelangen, ist auf eine einfache Einwanderung mit successiver Loslösung von den Nachbarzellen zurückzuführen. Die von mir aufgefundenen Übergangsstufen lassen bei Aurelia aurita wohl kaum einen Zweifel aufkommen. Was die Zahl der in die Centralhöhle eintretenden Zellen anbetrifft, so ist durch die baldige Degeneration und das successive Nachfolgen neuer eine annähernd genaue Fixirung derselben unmöglich gemacht; doch

scheint es, dass die von Smith für Aurelia flavidula angegebene Zahl von zwei, höchstens drei, bei Aurelia aurita um ein Mehrfaches übertroffen wird, da die großen Dottermassen und zahlreichen Chromatinkörnchen, welche häufig in dem Blastocoel zu finden sind, in den meisten Fällen wohl mindestens dem Inhalt von fünf bis sieben Blastodermzellen entsprechen mögen. Auch scheint das Auftreten dieses Einwanderungsprocesses bei Aurelia aurita häufiger aufzutreten, als bei Aurelia flavidula, da bei Aurelia aurita meistens ein mit degenerirtem Zellmaterial versehenes Blastocoel angetroffen wurde, wenn auf der andern Seite auch Blastulae ohne diese letztgenannte Erscheinung nicht zu den Seltenheiten gehörten.

Die Größe des Blastocoel scheint bei älteren Stadien etwas mehr zuzunehmen, als die der ganzen Embryonen. Eine in sehr extremer Weise vergrößerte Centralhöhle einer älteren Blastula ist in Fig. 3 zur Abbildung gebracht. Die Zellen des Blastoderms sind hier viel weniger lang und verhältnismäßig schon sehr dotterarm, während eine große Masse von Nahrungsmaterial im Innern der Larve angehäuft ist. Eingehende Untersuchungen über die weitere Entwicklung dieser verhältnismäßig seltenen Blastulaformen blieben resultatlos, so dass hier der Vermuthung Raum gegeben werden könnte, dass entweder das reiche Dottermaterial dem Blastoderm zur normalen Ausbildung seiner Zellen wieder verhelfen könnte, oder, dass pathologische Momente die Ursache der übergroßen Einwanderung von Blastodermzellen gewesen sind.

Die Berichte von früheren Autoren gehen über diese Erscheinung sehr aus einander. Während Haeckel (1) noch diesbezügliche Angaben vermissen lässt, und Claus (3 und 4) von »gelegentlich einzelnen isolirten Zellen«, die später degeneriren, Mittheilung macht, glaubte Goette gerade auf diese Erscheinung der Einwanderung die Gastrulation von Aurelia aurita zurückführen zu können und beschrieb die Einwanderung von Blastodermzellen in viel größerem Maßstabe, so dass er dann im Anschluss hieran ein Stadium einer Sterrogastrula als Zwischenstufe zwischen Blastula und Gastrula beschrieb (5). Smith, dessen Anschauungen ich mich in diesem Punkte anschließe, hält bei Aurelia flavidula die Einwanderung der Zellen für eine Erscheinung, welche der Degeneration vorausgeht (7, p. 119): »Soon after the ingression of a cell its nucleus undergoes changes which result in its disappearance as such, for instead of a nucleus there can be seen only one or more small, isolated, deeply stained particles, which I judge to be scattered portions of the nuclear chro-

matine.« In der Entwicklung von Aurelia aurita scheint die Einwanderung nur in höherem Maße und häufiger aufzutreten, als bei Aurelia flavidula.

Hyde berichtet von den Einwanderzellen von Aurelia flavidula außer einer baldigen Theilung, welche kurz nach dem Eintritt in das Blastocoel nachgewiesen worden sein soll, ganz meinen Untersuchungen entsprechend (8, p. 539). »Später verwandelt sich der Kern in viele kleine Chromatintheilchen, die in der Zelle zerstreut sind.« Eine Degeneration der Zellen scheint hier jedoch nicht beobachtet worden zu sein, denn mit Zuhilfenahme von Analogien bei Aurelia marginalis und Cyanea arctica wird von Aurelia flavidula (p. 541) der Satz aufgestellt: »Das Gerinnsel im Blastocoel beider Arten« (Aurelia und Cyanea) »muss desshalb aus einer anderen Ursache abgeleitet werden, als aus der Auflösung von eingewanderten Zellen. Darum ist der Schluss gerechtfertigt, dass das Gerinnsel in dem Blastocoel von Aurelia flavidula auch nicht nothwendiger Weise durch die Auflösung von eingewanderten Zellen entsteht.« Ich sehe in der Auflösung der Kerne die Einleitung einer vollkommenen Degeneration der Zellen, welche auch durch weiteren Zerfall zu dem »Gerinnsel« führten, welches dann im Blastocoel zu finden ist, und einzig und allein seine Existenz diesen Einwanderzellen verdankt. Das Schwinden der Zellwände und der Nachweis freier Dottermassen im Blastocoel scheinen mir nicht ungeeignet, meine Auffassung zu bestätigen.

In einem gewissen Zeitpunkt dieser Entwicklungsperiode, noch bevor anderweitige Fortbildungen an der Blastula in die Erscheinung treten, wird die Einwanderung neuer Zellen sistirt; das im Blastocoel aufgespeicherte Dottermaterial beginnt sich zu vermindern und scheint von den Blastodermzellen resorbirt zu werden.

An dieser Stelle möchte ich darauf hinweisen, dass der Dottergehalt der einzelnen Embryonen großen individuellen Schwankungen unterliegt, ohne dass damit irgend welche Modifikationen im weiteren Gang der Entwicklung verbunden wären. Es fällt daher nicht schwer, Blastulae aufzufinden, in denen kaum mehr Dotter nachzuweisen ist, als in Larven höherer Entwicklungsstufen — eine Thatsache, welche bei der Untersuchung ganzer Embryonen leicht zu irrthümlichen Anschauungen Anlass geben kann.

Wie oben erwähnt, war es mir unmöglich, auf dem Blastulastadium von Aurelia aurita zwei Regionen zu unterscheiden, die durch verschiedene Formen der Blastodermzellen oder durch die Lage des Blastocoels gekennzeichnet waren. Die Larve zeigt bei

vorgeschritteneren Stufen dieser Entwicklungsperiode noch immer kugeligen Bau und lässt, auch nachdem die Einwanderung der Zellen beendet, noch keine Differenzirung der beiden Pole erkennen. Die ersten Anzeichen einer Fortentwicklung der Blastula treten daher an einer Stelle des Blastoderms auf, welche vorher nicht bestimmt werden kann.

2. Periode der Gastrulation.

Nachdem die Zellen des Blastoderms sich durch radiale Theilung stark vermehrt haben, sieht man die zuerst ganz peripher gelagerten Kerne etwas mehr in die Tiefe rücken und sich im äußeren Theil ihrer Zellen, den Raumverhältnissen entsprechend, in scheinbar unregelmäßigen Reihen anordnen. Durch die Wachsthumszunahme des ganzen Blastoderms erscheint das Blastocoel, kurz bevor die Larve in ein weiteres Entwicklungsstadium eintritt, etwas vergrößert. Einzelne Blastodermzellen einer scharf markirten Stelle der Blastula beginnen gemeinsam sich gegen die Centralhöhle einzusenken und rücken bald in die Tiefe. Rasche Zelltheilungen führen dann zu einer nur kurze Zeit anhaltenden Zapfenbildung, welche in das Innere der Centralhöhle hineinragt. Sobald die Formverhältnisse es jedoch gestatten, weichen die Zellen, indem sie sich dem nun als Ektoderm zu bezeichnenden Blastoderm successive anlegen, aus einander und geben so dem Archenteron den Ursprung. Durch diesen Entwicklungsgang kommt ein Blastoporus zu Stande, der schon gleich bei seiner Entstehung nur ein kleines Feld der Larvenoberfläche in Anspruch nimmt. Bald legen sich die eingestülpten Zellpartien unter rascher Zelltheilung an das Ektoderm an und bilden so das Entoderm. Kleine Reste des ursprünglichen Blastocoels lassen sich noch einige Zeit beobachten, da das Aneinanderlegen der beiden Keimblätter nicht immer ganz gleichmäßig geschieht; in der großen Mehrzahl der untersuchten Fälle verschwinden sie aber immerhin bald; auf die einzelnen Beobachtungen, welche hierin andere Verhältnisse zeigen, komme ich weiter unten zurück.

Die Gastrulation geschieht mithin bei Aurelia aurita in Form einer typischen Invagination, welche an der Blastula an einem vorher scheinbar indifferenten, eng begrenzten Feld des Blastoderms ansetzt und durch Einstülpung das innere Keimblatt liefert. Das hiermit verbundene gleichzeitige Auftreten eines Blastoporus führt eine feine Kommunikation des entstehenden Archenterons mit dem umgebenden Medium herbei.

Einige Abbildungen von Schnitten durch Gastrulationsstadien sind in Fig. 4—7 wiedergegeben. Die beiden ersteren Abbildungen sind nach Schnitten durch dotterärmere Individuen gezeichnet. Die Dotterkörnchen haben sich hier zu größeren vereinzelten Schollen in dem Zellinneren angesammelt und gewähren dadurch einen genaueren Einblick in die protoplasmatische Struktur der einzelnen Zellkörper. Fig. 6 u. 7 zeigen noch immer, obwohl die Entwicklung hier weiter vorgeschritten ist, die Dottermassen in Form feiner Körner in dem ganzen Zellraum fast gleichmäßig vertheilt. Weiter oben wurde bereits auf die individuelle Verschiedenheit der einzelnen Embryonen bezüglich des Dottergehaltes hingewiesen. Fig. 4 stellt einen Längsschnitt durch ein Gastrulationsstadium dar. Die Entodermbildung ist etwa bis zur Mitte vorgeschritten, so dass ein großer Theil des Blastocoels noch zu konstatiren ist. Die eingestülpten Zellpartien sind in rascher Theilung begriffen und haben sich zum Theil, so weit ihre bis jetzt gewonnene Ausdehnung es gestattet, von innen an das Ektoderm angelegt; in ihrer Mitte wird ein Lumen sichtbar, welches die ersten Anfänge des späteren Archenteron darstellt. Ein feines kanalartiges Lumen bildet die Verbindung mit dem Blastoporus. Einen Querschnitt durch ein fast gleich altes Stadium der Entwicklung zeigt Fig. 5. Zugleich sieht man hier eben so wie in den beiden folgenden Zeichnungen, dass die in Bildung begriffene Entodermschicht sich nicht sofort kontinuirlich an das Ektoderm anlegt, sondern dass kleine Theile des Blastocoels zwischen beiden Keimblättern noch eine Zeit lang persistiren, bis auch sie sich allmählich verringern, um bei der ausgebildeten Planula gänzlich zu fehlen. Fig. 6 bringt einen Längsschnitt einer Larve nach im Wesentlichen beendeter Gastrulation. Das Archenteron zeigt sich hier als weiter, nach dem aboralen Pol etwas an Durchmesser zunehmender Kanal, während es in der folgenden Abbildung, Fig. 7, sich als großes Lumen im Inneren der Larve zu erkennen giebt.

Eine auffallende Erscheinung zeigt sich bei der Entodermbildung bezüglich der Form und Größe der das innere Keimblatt darstellenden Zellen. Die verschiedenen Schnittserien lassen so große Schwankungen in diesen Verhältnissen erkennen, dass man zuerst leicht zur Annahme verleitet werden könnte, dass die Schnittpräparate von Embryonen ganz verschiedener Entwicklungsstufen herstammten. Bald nach vollendeter Invagination entwickelt sich das Entoderm in Bezug auf die Form und Größe seiner Zellen bei den einzelnen Embryonen in

verschiedener Weise. Fig. 8 u. 9 stellen solche extreme Entodermbildungen dar. Einerseits erscheinen die Entodermzellen fast in kubischer Gestalt mit mittelständigem Kern, während andererseits die einzelnen Zellen an Größe und Volumen so zugenommen haben, dass sie durch gegenseitigen Druck sich gegen das Archenteron vorschieben und dessen Lumen in auffallender Weise verkleinern. Wie eigenthümlich diese Erscheinung auch sein mag, so glaube ich sie dennoch — da es gelang, die mannigfachen Übergangsstufen beider Extreme aufzufinden — auf gewisse Ursachen zurückführen zu können, welche in erster Linie in dem individuell verschiedenen Dotterreichthum der Embryonen und in der hierdurch bedingten Ernährungsweise zu suchen sind. Bei älteren Entwicklungsstufen scheinen sich die Formdifferenzen der entodermalen Zellen mehr und mehr auszugleichen, so dass es schwer fällt, ältere Stadien aufzufinden, welche in den besprochenen Verhältnissen irgendwie bedeutendere Unterschiede nachweisen lassen.

Nicht allzuselten findet man bei Embryonen, welche bereits ein typisches Gastrulastadium repräsentiren, Reste der Furchungshöhle erhalten und diese mit kleineren und größeren Dotterkügelchen erfüllt (Fig. 10). Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich die Dotterklümpchen als noch nicht der Resorption anheimgefallene Rückstände des Nahrungsmaterials in der Centralhöhle der Blastula anspreche. Wenn der Dotter bei Eintritt der rasch vorschreitenden Invagination nicht bereits völlig resorbirt war, liegt es auf der Hand, dass dann durch die sich einstülpende Zellschicht die noch vorhandenen Reste des Nahrungsmaterials zwischen beide Keimblätter gerathen müssen und kleine Reste des Blastocoels so lange zu persistiren veranlassen, bis ihre vollständige Resorption stattgefunden hat.

Aus dem Gesagten erhellt, dass die Entodermbildung durch eine typische Invagination zu Stande kommt; die eingewanderten Zellen, welche aus dem Blastoderm austreten, haben keineswegs die Aufgabe, sich an dem Aufbau des inneren Keimblattes zu betheiligen. Wie gezeigt wurde, zerfallen sie in ihre Bestandtheile, welche dann von den intakten Zellen der Larve resorbirt werden.

Die Resultate, welche Goette, gestützt auf seine Untersuchungen an denselben Larven, fand, scheinen daher in keiner Weise bestätigt. Die augenscheinliche Degeneration der in das Blastocoel eingewanderten Zellen und ihr baldiger gänzlicher Zerfall machen an und für sich schon eine Theilnahme an der Bildung des inneren Keim-

blattes unmöglich, und die bald eintretende Invagination, welche in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien mit Sicherheit festgestellt wurde, giebt Momente genug an die Hand, um eine Entodermbildung durch eingewanderte Zellen mit nachträglicher Entwicklung eines Blastoporus, wie sie Goette beschrieb, als in der That nicht vorhanden zu betrachten. Der Blastoporus kommt nicht durch einen Durchbruch zu Stande, sondern er verdankt seinen Ursprung den sich zu Beginn der Invagination nach innen einstülpenden Blastodermzellen. Spätere Untersuchungen von Smith an Larven von Aurelia flavidula hatten denn auch andere Resultate zur Folge, welche im Wesentlichen mit den von mir an Aurelia aurita gewonnenen übereinstimmen. Er beschrieb eine Degeneration der wenigen Einwanderzellen und glaubt, eben so wie ich, dass sie nicht an der Entodermbildung Theil nehmen, sondern dass nur eine Invagination die Bildung des inneren Keimblattes herbeiführe. In Bezug auf eine Invagination schließt sich Hyde zwar in ihrer Ausführung ziemlich den Smith'schen Anschauungen an, scheint aber in Betreff der Einwanderzellen eine andere Auffassung zu vertreten. Obwohl (8, p. 539) mitgetheilt wird, dass bei Aurelia flavidula »die Kerne in viele, kleine Chromatintheilchen, die in der Zelle zerstreut sind, verwandelt« werden, scheint dieser Vorgang dennoch nicht als die Einleitung eines gänzlichen Zerfalls betrachtet worden zu sein. Auch bei Aurelia marginalis soll eine Veränderung der Kerne vor sich gehen (8, p. 533). »Aber in der Regel zerfällt der Kern in kleine chromatinähnliche Theile. Es wäre möglich, dass dies eine Theilung des Kernes ist, ohne eine folgende Theilung des Protoplasmas.«

Da die Präparate (wohl sehr verschieden von den meinen, wo sich die Invagination mit fest an einander liegenden Zellpartien zeigt) die Stadien der Einstülpung mit lose an einander liegenden Zellen zeigten, so schien hier der Schluss gerechtfertigt (8, p. 539): »Folglich können sich einige kleine oder große isolirte Zellen, welche gerade zur Zeit der Einstülpung in der Höhle sind, mit den einwuchernden vereinigen, sich zwischen diese fügen, oder auch durch dieselben in die Höhle gedrängt werden, sobald diese groß genug ist, um sie aufzunehmen.«

Die Möglichkeit eines Durchtritts der Einwanderzellen ist durch die feste Schicht, welche sich bei der Invagination einstülpt, ausgeschlossen; ich glaube in dem oben Gesagten den Verbleib der Zellen und ihrer Bestandtheile genügend beschrieben zu haben, um darauf verweisen zu können. Auch eine Erscheinung, welche ich in

einen weiteren Abschnitt meiner Darlegung verweisen zu müssen glaube, dass sich nämlich im Archenteron der Planula ebenfalls, wenn auch äußerst selten, Einwanderzellen auffinden lassen, glaubt Hyde auf das Durchtreten der Einwanderzellen durch die sich einstülpende Schicht zurückführen zu können.

Allerdings scheint diese Anschauung mindestens nicht vollkommen unanfechtbar, besonders da dadurch eine Theilnahme der eingewanderten Zellen an der Entodermbildung wahrscheinlicher gemacht werden soll (8, p. 540). »In einigen Schnitten befand sich in der Höhlung (Coelenteron d. V.) eine große Zelle oder zwei bis drei kleinere oder auch Bruchstücke von solchen. In anderen Fällen lagen große Zellen im Entoderm selbst als Theile desselben. Daher kann man sagen, dass wenigstens einige von den eingewanderten Zellen an der Bildung des Entoderms Theil nehmen.« Am Ende des dritten Abschnittes werde ich zeigen, wie die Zellen in das Coelenteron gelangen. Aber ein Beweis, dass Zellen, welche in das Blastocoel eingewandert sind, in der That an der Entodermbildung Theil nehmen, kann doch wohl kaum damit erbracht sein.

3. Bildung der Planula.

Ist die Gastrulation beendet, dann beginnt die Larve unter allmählicher Resorption des in ihren Zellen noch reichlich vorhandenen Dotters ihre bis jetzt meist noch kugelige Gestalt aufzugeben und durch Wachsthum in die lang-ovale Form der Planula überzugehen. Der durch das Prostoma bestimmte orale Pol der Larve ist meist etwas spitz-oval im Gegensatz zu dem stumpferen Aboralpol.

Die Planula schwimmt, mit Hilfe feiner Cilien um ihre Längsachse rotirend, mit ihrem aboralen, breiteren Pol nach vorn frei im Wasser umher. Bei den Wachsthumsvorgängen der noch kugeligen Gastrula zur ovalen Planula scheinen schon frühzeitig besonders diejenigen Regionen des Entoderms in Anspruch genommen zu sein, welche am oralen Pol gelegen sind; wenigstens legen die histologischen weiter unten zu besprechenden Befunde diese Annahme durchaus nahe.

In Folge der starken Zellvermehrung während des Überganges zur Planula und bei der augenscheinlich stärkeren Zelltheilung am oralen Pol wird der Blastoporus mehr und mehr eingeengt, bleibt aber immerhin noch deutlich genug, um auch auf älteren Stadien mit Sicherheit nachgewiesen werden zu können.

Den äußerst subtilen Verhältnissen entsprechend ist hier die

Untersuchung naturgemäß auf feinste Schnittserien angewiesen, um die Persistenz des Prostomas nachweisen zu können. Da der feine Kanal, welcher beide Keimblätter durchsetzt und den Urdarm mit der Außenwelt verbindet, im Verhältnis zu seiner Länge sehr fein ist (durch die allseitige Pressung der ihn umgebenden rasch wachsenden Zellelemente), so sind nur durchaus gut orientirte Schnitte im Stande, ihn kenntlich zu machen (Fig. 13 und 14). Auf solchen Schnitten sieht man, wie das Coelenteron sich nach dem oralen Pol hin rasch verjüngt und in einen äußerst feinen Kanal ausläuft, welcher mit dem Prostoma nach außen mündet. Diese Verbindungsröhre ist häufig so fein, dass ein Lumen nicht mehr in ihr erkannt werden kann, und nur ein scharfer Kontour, welcher beide Keimblätter durchsetzt, das Vorhandensein einer Kommunikation des Coelenterons mit dem umgebenden Medium dokumentirt. Ich glaube an dieser Stelle besonders darauf aufmerksam machen zu müssen, dass die zwischen beiden Keimblättern sich erstreckende Schicht, die Stützlamelle, nicht bis zu diesem Verbindungskanal, dem Prostoma, herantritt, sondern kurz vorher abbricht. Diese Thatsache scheint mir ein sekundäres Auftreten des Prostomas an und für sich schon auszuschließen und vielmehr nur auf die ursprüngliche Invagination zurückzuführen zu sein.

Bei weiterer Entwicklung machen sich bedeutendere Veränderungen in den beiden Keimblättern bemerkbar. Das Ektoderm der ausgebildeten Planula besteht aus lang-prismatischen Zellen, deren Protoplasma feingekörnte Struktur erkennen lässt. Die Kerne liegen etwas der Außenseite genähert in verschiedenen Abständen von derselben unregelmäßig angeordnet, während die noch übrigen Dottermassen, zu größeren einzelnen Schollen vereinigt, in dem der Stützlamelle zugewandten Theil der Zellen zu finden sind. Meist beginnt bei der jungen Planula eine große Produktion von Nesselkapseln, welche zwar auf früheren Stadien überall anzutreffen waren, nun aber in großer Menge, besonders am oralen Pole, zu Tage treten.

Hyde beschreibt zwar das erste Auftreten von Nesselkapseln auf späteren Stadien; die ersten Anlagen der Cnidoblasten waren bei Aurelia aurita schon auf ganz jungen Blastulastadien nachzuweisen.

An etwas älteren Planulalarven hellen sich die ektodermalen Zellen des aboralen Pols mehr und mehr auf und zeigen, bei fast vollständigem Mangel an Nesselorganen, eine fast wässrige bis gallertartige Konsistenz. Das Feld dieser Aufhellung ist recht scharf um-

grenzt und giebt die Stelle zu erkennen, mit der die Planula sich anheften wird.

Anders verhalten sich die Zellen im inneren Keimblatt. Dort finden sich weniger prismatische und protoplasmareichere Zellen, als im Ektoderm, welche an Größe vom oralen zum aboralen Pole hin kontinuirlich zunehmen.

Die verschiedene Größe der Zellen scheint weniger auf eine Zunahme der protoplasmatischen Substanz, als auf das Auftreten von Vacuolen im Inneren der Zellen zurückzuführen zu sein, da sich in den aboralen Entodermzellen große wässrig bis gallertartig erscheinende Vacuolen finden, welche nach dem oralen Pole, der allmählichen Abnahme der Zellen an Größe folgend, mehr und mehr abnehmen, um am oralen Pole ganz zu verschwinden. Die Kerne des entodermalen Keimblattes liegen fast in der Mitte einer jeden Zelle, meist etwas dem Archenteron genähert; dort jedoch, wo die Zellen durch rasche Theilung nur geringere Dimensionen annehmen, am oralen Pol, sieht man auf Schnitten die Kerne in unregelmäßigen Reihen in ihren Zellen gelagert, da die Raumverhältnisse ihnen nicht gestatten, in der normalen Lage zu verharren. An Größe übertreffen die Entodermkerne diejenigen des Ektoderms um ein Erhebliches. Das Protoplasma liegt in den Entodermzellen meist an der dem Urdarm zugekehrten Wand in größerer Menge und zeigt eine körnige Struktur, welche sich besonders am aboralen Pol ziemlich scharf von den hellen großen Vacuolen abhebt (Fig. 14).

Da ich glaube, die auffallende Thatsache, welche sich in der verschiedenen Größe der Entodermzellen kund giebt, auf bestimmte Wachsthumserscheinungen der Gastrula zurückführen zu müssen, da ferner die oralen Regionen des inneren Keimblattes sich rascher theilen, als die des entgegengesetzten Pols, so halte ich die Annahme für durchaus berechtigt, dass schon hier, bei dem Auswachsen der mehr kugeligen Gastrula zur lang-ovalen Planula, die ersten Anfänge eines Entwicklungsvorganges zu erblicken sind, welche auf späteren Stadien zu weitgreifenden Veränderungen des larvalen Körpers Anlass geben. Weiter unten werde ich auf die Verhältnisse zurückgreifen müssen.

Nach der Besprechung der ausgebildeten Planula bleibt noch einer Erscheinung Erwähnung zu thun, welche bei Aurelia aurita zwar selten zu finden, aber immerhin auffallend genug ist, um ein näheres Eingehen zu erfordern. Ich fand auf einem Querschnitt durch

eine Planula, welche sowohl äußerlich als auch in ihrem inneren Bau durchaus normale Entwicklung zeigte (Fig. 12), eine etwas getrübte, hyaline Masse im Archenteron. Kleinere und größere Körner waren in dieser Substanz unregelmäßig zerstreut, während die eingelagerte Substanz selbst das Archenteron zum größten Theil ausfüllte. Eine gewisse Konsistenz der Masse verhinderte ihr gleichmäßiges Ergießen im ganzen Hohlraum und ließ noch gewisse Grenzen erkennen, welche die freien Theile des Archenterons von den trüberen Theilen der Einlagerung sich abheben ließen. Die erwähnten zerstreut liegenden Körnchen erinnern lebhaft an eine Erscheinung, welche auf früheren Stadien zu beobachten ist, wenn die Kerne der eingewanderten Blastodermzellen allmählich zerfallen und sich in ihre Bestandtheile auflösen, so dass die Annahme hier nahe tritt, dass die Körnchen Reste früherer Kerne von eingewanderten Zellen seien. Das eigenartige Aussehen der Grundsubstanz, welches von dem der eingewanderten Blastodermzellen recht verschieden ist und eine homogenere Struktur zeigt, lässt sich ungezwungen so deuten, dass die großen Dottermassen, welche auf jüngeren Stadien den Zellen allgemein eigen waren, nun allmählich geschwunden sind und naturgemäß die Restbestände der später in das Archenteron eintretenden Zellen an einen mehr protoplasmatischen Bau erinnern. Diese Auffassung gewann sehr an Sicherheit, als es mir gelang, Zellen aufzufinden, welche innerhalb des Archenterons fest der entodermalen Zellenschicht angeschmiegt lagen und den Anschein erweckten, als ob sie aus dem Entoderm auszuwandern im Begriffe ständen (Fig. 11).

Es wäre hier also eine analoge Erscheinung zu konstatiren, wie sie in viel größerem Maße auf dem Blastulastadium eintritt. Dort traten dotterreiche Blastodermzellen in das Blastocoel über, um einer baldigen Degeneration anheimzufallen, hier würde sich derselbe Vorgang abspielen, indem einzelne nun dotterärmere Zellen des Entoderms aus ihrem Verbande sich loslösten und in das Archenteron gelangten. Das verhältnismäßig seltene Auftreten dieser Zellen im Urdarmlumen der Larven von Aurelia aurita erschwert eine genaue Untersuchung ungemein. Dass die Zellindividuen, welche in das Coelenteron gelangen und degeneriren, noch Restbestände der blastulären Einwanderzellen vorstellen und sich während der Invagination durch die sich einstülpende Schicht hindurchdrängen, halte ich für ausgeschlossen, wie es Smith und dann auch Hyde annehmen zu können glaubten; die sich einstülpende Zellschicht zeigt ihre Zellen während dieser Periode so nahe und fest an einander gepresst, dass

sie wohl schwerlich irgend welchem Fremdkörper Durchlass gewähren kann. Weiter glaube ich durch das Auffinden von Resten des Blastocoels mit Dottergehalt zwischen den beiden Keimblättern die Lösung der Frage erbracht zu haben, wo der zur Zeit der Invagination noch im Blastocoel aufgespeicherte Dotter verbleibt. Mithin bleibt für Aurelia aurita bezüglich der Zellen im Coelenteron nur die eine Annahme bestehen, dass die Zellen dem Entoderm entstammen und sich von ihm ablösen, um im Lumen einer baldigen Degeneration entgegen zu gehen.

Die eine Möglichkeit, dass die Dotterreste im Blastocoel während der Invagination von den sich einstülpenden Zellen aufgenommen und nach innen wiederum in das Archenteron abgeschieden werden, wie dies bei einigen Arthropoden beobachtet wurde, scheint hier durch den Nachweis thatsächlicher Einwanderung in das Archenteron ausgeschlossen.

4. Anheftung der Larve und Mundbildung.

Verfolgen wir nun das weitere Schicksal der freischwimmenden Planula, so erfolgt nach kurzer Zeit die Anheftung der Larve. Die Dauer der Schwärmperiode ließ sich nach den angestellten Beobachtungen nur schwer annähernd bestimmen, da die Embryonen auf den verschiedensten Stadien, zum Theil schon als Blastulae, das Mutterthier verlassen, und dann die weiter zu durchlaufende Entwicklung die Anheftung verzögert. Jedoch wird man kaum mit der Annahme fehlgehen, dass nach sechs bis sieben Tagen auch die letzten der auf frühen Entwicklungsstadien freigewordenen Embryonen so weit in der Ausbildung vorgeschrittten sind, um zur Anheftung sich anschicken zu können.

Die Festheftung erfolgt unter Absonderung eines klebrigen Sekrets durch die drüsig differenzirten Ektodermzellen des aboralen Pols der Planula. Während bald die Konvexität des Polscheitels nachlässt, wird es der ganzen secernirenden Region ermöglicht, sich flach der Unterlage anzuschmiegen und so zur stärkeren Befestigung des Thieres beizutragen.

In keinem Falle konnte bei Aurelia aurita beobachtet werden, dass die die Festheftung bewirkenden Ektodermzellen pseudopodienähnliche Fortsätze aussenden, oder dass der aborale Pol bei der Anheftung zu einem saugnapfähnlichen Gebilde sich einstülpt. Durch diese Anheftungsweise wird der aborale, beim Schwimmen nach vorn gerichtete Pol der Planula zum Fuße des späteren Scyphostoma.

Häufig erscheinen die Larven schräg oder fast ganz seitlich festgeheftet, so dass sie geeignet sind, auf den ersten Blick eine andere Festheftungsweise vorzutäuschen; eine genaue Durchsicht von Schnitten solcher Individuen zeigt aber sofort, dass die Anheftungsstelle, die drüsige ektodermale Aboralregion, dann nicht ganz terminal am Pole lag, sondern, wie das auch häufig am Prostomialende der Planula festzustellen ist, etwas nach der Seite verschoben war. Die Larve liegt dann mit ihrer ganzen Längsseite der Unterlage mehr oder minder dicht an, ist mit dieser aber nur an der hinteren Festheftungsstelle inniger verbunden. Die Abbildungen (Figg. 15, 17, 19) zeigen die Anheftung in verschiedener Lage und Stellung zur Festheftungsfläche.

So angeheftet, verbleibt die Larve an der einmal gewählten Stelle in der Regel zeitlebens. Nur mechanische Reizungen oder gewaltsames Ablösen können sie zwingen, auch auf vorgeschritteneren Entwicklungsstufen den Ort ihrer Niederlassung aufzugeben und die Festheftung, somit auch die Sekretion der drüsigen Ektodermzellen, zu wiederholen. Diese Zellen behalten die auf dem Planula-Stadium gewonnene Struktur bei, sie bleiben bis zu den ältesten Scyphostoma-Stadien größer, heller und histologisch scharf differenzirt von ihren ektodermalen Nachbarzellen der seitlichen Umgebung (Figg. 15, 17, 19—22).

Über die weitere Entwicklung der angehefteten Larve gehen nun die Ansichten vieler Autoren sehr aus einander, und selbst eingehende Untersuchungen haben bis jetzt eine einheitliche Anschauung der thatsächlichen entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse nicht zu bringen vermocht.

Bis zum Erscheinen der Goette'schen Monographie (1887) war die Auffassung fast allgemein, welche Haeckel (1881) und nach ihm in modificirter Weise Claus (1883) vertreten hatte. Haeckel hatte in seinen Ausführungen hervorgehoben, dass die Larve der Scyphomedusen sich von der Polyp-Generation der Craspedoten durch den Besitz der vier Magenfalten als dem wichtigsten morphologischen Differentialcharakter unterscheide. Als gemeinsame Stammform der Cnidarier erkannte er die Hydropolypen und leitete von ihnen einerseits die Craspedoten, die Siphonophoren und Ctenophoren, andererseits durch das Auftreten der Magenfalten veranlasst, die Scyphopolypen und -Medusen und die Anthozoen ab. Claus schloss sich im Wesentlichen diesen Ausführungen an, betonte aber, dass die

Scyphozoen nicht durch die Existenz der Magenfalten allein charakterisirt seien, da solche auch bei gewissen Tubulariden und Nährpolypen einiger Siphonophoren bekannt wären, sondern hauptsächlich durch die Verbindung der Magenfalten mit den sie durchsetzenden Längsmuskeln. Beide Autoren hielten den Mund und das denselben umkleidende Blatt für entodermal, wenn auch ihre Ansichten über die Entstehung des Mundes zu Kontroversen Veranlassung gaben.

Ganz andere Gesichtspunkte eröffnete dann Goette in seiner Monographie in Bezug auf entwicklungsgeschichtliche und morphologische Momente, welche geeignet erscheinen, die älteren Untersuchungen ganz zu widerlegen. Während beide Autoren ein zeitweises hydropolypen-ähnliches Stadium bei Scyphopolypen annahmen, zeigte Goette, dass die Scyphopolypen-Larve niemals ein solches Stadium durchliefe, der Mund als Neubildung in der Tiefe einer Ektodermeinstülpung entstünde, diese Ektodermpartien in der Tiefe verharrten, um ein ektodermales Schlundrohr entstehen zu lassen; hiermit seien die ersten Anlagen geliefert, welche mit den Magenfalten zusammen einem komplicirten System von Magentaschen den Ursprung gäben. Er konnte nach seinen Untersuchungen zu dem phylogenetischen Schluss gelangen, dass als Grundform aller Cnidarier nur die Planula aufzustellen sei, welche einerseits durch das Stadium seiner »Scyphula« die Scyphomedusen, Anthozoen und Ctenophoren zu einem gemeinsamen Stamm verbinde, andererseits Hydropolypen, Hydromedusen und Siphonophoren als verwandt erkennen lassen. Die Goette'schen Anschauungen schienen durch die von Hyde angestellten Beobachtungen eine weitere Bestätigung gefunden zu haben.

Nach den von mir angestellten Untersuchungen, welche sich über mehrere hundert Embryonen frisch konservirten Materials sofort und kurz nach der Anheftung erstreckten, zeigt sich nun der Entwicklungsgang in einem ganz anderen Lichte. Die Goette'schen Beobachtungen konnten nicht bestätigt werden, während meine Untersuchungen vielfach mit denen der älteren Autoren zusammenfallen.

Unmittelbar nach der Anheftung der Planula am aboralen Pol zeigt die Larve kaum eine morphologische oder histologische Veränderung, abgesehen von der verhältnismäßig kleinen Zellregion des Ektoderms, welche durch die Sekretion die Festheftung auf der Unterlage bewirkte. In Abbildung 15 ist ein Längsschnitt einer soeben festgesetzten Larve gegeben. Das Ektoderm der seitlichen Partien und des oralen Pols zeigt prismatische nach dem Scheitel hin an Nesselkapseln reicher werdende protoplasmatische Zellen. Die

Kerne derselben liegen zum Theil aus ihrer normalen Lage durch den gegenseitigen Zelldruck verschoben in verschiedenen Höhen, entweder der Mitte nahe, oder in den äußeren oder inneren Zelltheilen. Die schon bei der Planula eingetretene Differenzirung des Entoderms zeigt sich auch hier in erhöhtem Maße. Aboral, jetzt basal gelegen, finden sich die großen hellen mit umfangreicheren Vacuolen erfüllten Entodermzellen der Planula wieder, welche, je weiter man nach dem oralen Pole zu schreitet, um so mehr kleineren vacuolenärmeren prismatischen Zellen den Platz räumen. Die Kerne der Entodermzellen liegen fast in der Mitte der Zellkörper, gewöhnlich etwas dem Gastralraume genähert. Doch finden sich auch, besonders am oralen Pol, mehr hervortretende Lageverschiebungen der Kerne. So wie im Ektoderm liegen dann auch im Entoderm die Kerne dem äußeren oder inneren Zellende genähert, scheinbar in mehrschichtigen Lagen unregelmäßig angeordnet. Das Protoplasma, welches vor der Anheftung noch deutliche Dotterkugeln und Klümpchen erkennen ließ, scheint nach kurzer Zeit freier von diesen, um bald ganz des Dotters zu entbehren. Die planulären großen Dotterkugeln zerfallen zumeist in kleinere Theilstücke, um dann gänzlich vom Plasma resorbirt zu werden. Das Protoplasma der Entodermzellen zeigt an den dem Centralmagen zugewandten Enden eine stärkere Körnchenanhäufung, als in den an die Stützlamelle angrenzenden Zelltheilen. Der Urdarm spitzt sich nach dem oralen Pol kurz konisch zu und läuft in einen dünnen Kanal aus, welcher beide Keimblätter durchsetzt, um dann durch eine kleine ganz lokalisirte Vertiefung des Ektoderms mit der Außenwelt in Kommunikation zu treten: eine Erscheinung, welche mit der der ausgebildeten Planula durchaus identisch ist und auch als das frühere Prostoma der freischwimmenden Larve angesprochen werden muss. Eine Vergleichung der beiden Abbildungen Fig. 14 und 15 wird die Verhältnisse näher erläutern. Während Fig. 14 das planuläre Prostoma zeigt, welches das Archenteron mit der Außenwelt in Verbindung bringt, so ist in Fig. 15 ein medianer Längsschnitt durch eine Larve wiedergegeben, welche kurz nach der Festheftung zur Untersuchung gelangte und bis auf geringfügige individuelle Unterschiede an ihrem oralen Pole ganz dieselben Verhältnisse zeigt, wie vorher der Längsschnitt der Planula in Fig. 14. Wenn hier der feine Spalt, welcher vom Archenteron nach außen zieht, etwas weiter geöffnet ist, so liegt der Grund hierfür in der verhältnismäßig raschen Mundbildung der jungen Larve. Wenn daher schon Haeckel »die wichtige Frage,

ob hier der sekundäre Nachmund der Ascula mit dem primären Urmund der Gastrula identisch ist — oder vielmehr durch eine Wiedereröffnung des letzteren an derselben Stelle entsteht — mit Sicherheit bejahen zu können« glaubte (1, p. 12), so findet diese Ansicht durch die vorliegende Untersuchung ihre Bestätigung, wenn auch besonders darauf hingewiesen werden muss, dass eine vollkommene Schließung und Verwachsung des planulären Prostoma niemals zu Stande kommt, wie sie Haeckel sowie Claus und Goette beobachtet haben wollen. Der Urmund der Gastrula bleibt vielmehr immer erkennbar, wenn auch auf älteren Gastrula-Stadien nur als sehr feiner Kanal, so doch deutlich sichtbar genug, um auf feinen Schnittserien mit Sicherheit nachgewiesen werden zu können. Claus fand die neue Mundbildung an der alten Stelle des Prostoma auf einem Stadium der Larve, auf dem das orale Ektoderm sich etwas nach dem Darm hin eingestülpt hatte, er macht sodann die Angabe, dass durch Wiederaufrichtung der eingestülpten Theile nach Durchbruch des Mundes das Ektoderm wieder an die Spitze des Mundaufsatzes kommt; demnach die innere Bekleidung desselben entodermaler Natur sei (3). Trotz eingehender Studien konnte ich kein Belegobjekt für diese Anschauung auffinden. In wie weit die große Kontraktilität der Larve, oder die spätere histologische Veränderung des Entoderms, die ich weiter unten klar zu legen versuchen werde, zu dieser Auffassung Veranlassung gegeben haben, wird sich wohl kaum entscheiden lassen. Wenn aber schon die Claus'sche Auffassung durch meine Präparate sich nicht bestätigen ließ und eine Einstülpung des terminalen Endes nicht zu finden war, so ist es von vorn herein ersichtlich, dass meine Untersuchungen die Ausführungen Goette's über dieses Stadium durchaus abweisen mussten, obwohl gerade die jüngsten Stadien kurz nach der Anheftung zur Beobachtung herangezogen wurden. Weiter unten werde ich versuchen, meine Befunde den von Goette gegenüberzustellen, hier sei nur bemerkt, dass es in der That unmöglich war, Stadien und Schnitte aufzufinden, die Goette's Ausführungen über die Scyphula gerechtfertigt erscheinen lassen konnten.

Bald nach der Anheftung machen sich geringe Formveränderungen an der Larve schon äußerlich bemerkbar, der freie Pol plattet sich allmählich etwas ab, während der basale Theil sich etwas verlängert; und so der planuläre Habitus durch eine Reihe von Übergangsstufen zu der Becherform sich umwandelt. Diese Formveränderungen lassen sich jedoch auf geeigneten Schnittserien in ihrem causalen Zusammenhang leicht erklären. Wie schon bei der Planula die verchiedene

Größe der entodermalen Zellschicht klar zu Tage trat, so beobachtet man nun, dass gerade die Zellen, welche dem früheren oralen Pol — nun der entstehenden Mundscheibe — angehören, die schon in früheren Stadien begonnene Theilung in erhöhtem Maße fortführen. Die Litteratur lässt hier Angaben über das histologische Verhalten des Entoderms fast ganz vermissen, nur vereinzelt finden sich Mittheilungen wie bei Claus, welcher jedoch die thatsächlichen Unterschiede in den verschiedenen Polen der ausgebildeten Planula nicht als solche erkannt zu haben scheint, sondern annimmt, »dass bei der Planula die Aufhellung an dem bei der Körperbewegung nach vorn gerichteten Körperende (aboraler Pol) beginnt, während die dem entgegengesetzten Pol zugekehrten Zellen (oraler Pol) in ihrem Zellinhalt die dichte Häufung von Körnchen bewahren« (4, p. 10). Eine »Aufhellung« der entodermalen Zellen konnte hier nicht nachgewiesen werden, vielmehr ist es die verschiedene Gestalt der Zellen beider Pole und die große Anhäufung der nach Schwinden des Dottergehalts auftretenden Vacuolen einerseits, die stark seitlich komprimirten Zellen andererseits, welche, besonders durch ihren allmählichen Übergang in einander geeignet sind, eine »beginnende Aufhellung« vorzutäuschen.

Aber gerade hier in der histologischen Differenzirung des Entoderms scheint mir ein die Entwicklung der jungen Larve bestimmendes Moment vorzuliegen, welches uns für eine Reihe späterer Entwicklungsstadien eine ausreichende Erklärung zu geben vermag. Die oralen Entodermzellen fahren fort, durch stärkere Theilung ihre im Verhältnis zum aboralen Pol relativ große Zahl an Zellindividuen noch zu erhöhen, während die seitlichen und basalen Entodermpartien und das äußere Keimblatt ihre Zellenzahl und ihr Volumen nur in geringem Maß zu erhöhen streben.

Dies eigenthümliche Verhalten der oralen Entodermregion muss naturgemäß weitgreifende Konsequenzen nach sich ziehen. Die betreffenden Zellen nehmen immer mehr prismatische Form an, während ihre Kerne mehr und mehr durch den gegenseitigen Druck in mehreren unregelmäßigen Reihen sich anordnen müssen. Gleichzeitig macht sich eine Volumvergrößerung der ganzen Entodermregion bemerkbar, die allerdings nicht auf eine Volumzunahme der bereits gebildeten Zellindividuen zurückgeführt werden kann, sondern auf der Produktion neuer prismatischer Zellen beruht. Hierdurch entsteht eine Spannung der beiden Schichten, da das Ektoderm in seiner Zelltheilung derjenigen des inneren Keimblattes nicht nachzukommen

im Stande ist. Man beobachtet daher, dass die oralen Ektodermzellen sich durch die Erweiterung der sie stützenden entodermalen Zone sich gezwungen sehen, ihre bisher eingenommene prismatische Form aufzugeben, sich abzuflachen beginnen, um in extremen Fällen dem beobachtenden Auge nur noch als dünne plattenepithelartige Schicht zu imponiren. Zugleich kommt durch weitere Wucherung der das Prostoma umschließenden Zellen eine kleine Erhöhung im terminalen Theil der Larve zu Stande, so dass der frühere Urmund der Planula sich über das in Entwicklung begriffene Mundfeld erhebt und die Anlage der Proboscis bemerkbar wird. Gleichzeitig mit diesem Auftreten der Proboscisanlage erfolgt eine Erweiterung der überaus feinen Urmundöffnung zum definitiven Mund des Scyphopolypen. Ursächlich führe ich diese Munderweiterung auf gewisse Wachsthumsvorgänge und Zelltheilungen im Entoderm zurück. Da das Prostoma auf einem früheren Stadium überhaupt nicht vollständig oblitterirte, sondern stets, wenn auch nur als feiner Kanal persistirte, so findet, streng genommen, auch nicht eine Wiedereröffnung des gastrulären Urmundes statt, sondern dieser geht vielmehr während der Periode der entodermalen Zellwucherung allmählich in den endgültigen Mund des jungen Scyphostoma über.

Zugleich mit diesen Vorgängen im Ektoderm tritt aber noch eine andere Erscheinung zu Tage, welche meines Erachtens, vielleicht in Verbindung mit gewissen Kontraktionszuständen der Larve, dazu geführt hat, eine irrthümliche Auffassung der thatsächlichen Entwicklungsvorgänge nahe zu legen. Hand in Hand mit der starken Zellwucherung des Entoderms und der damit verbundenen Volumabnahme der Zellen nehmen eben so die Kerne derselben an Größe und Umfang ab. Die Entodermzellen des Oralfeldes und ihrer nächsten Umgebung sind am meisten bei der Zellvermehrung in Anspruch genommen, während nach der Basis diese Neigung zur Theilung rasch abnimmt, um bald unterhalb der entstehenden Mundscheibe ganz nachzulassen. Da die Größe der Kerne sich nach der Zellgröße richtet, erscheinen am Mundrand, dort wo das äußere Keimblatt mit dem inneren in Verbindung steht, die Kerne beider Keimblätter fast gleich groß, während am basalen Theil die Entodermkerne diejenigen des Ektoderms in extremen Fällen um das Drei- bis Vierfache an Größe übertreffen.

Die verschiedenen Größenverhältnisse in den Entodermkernen lassen sich schon, wenn auch nicht so ausgesprochen, im Entoderm der Planula nachweisen (cf. Fig. 14), treten aber bei weiterer Wuche-

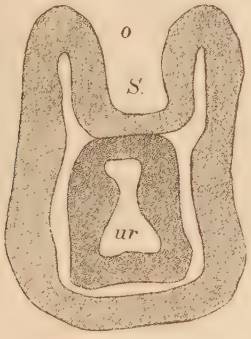
rung des Entoderms immer mehr hervor, um häufig bis zu den oben erwähnten Extremen sich zu steigern. Die Zeichnungen Fig. 15—23 zeigen diese Erscheinungen in klarer Weise. Nimmt man daher mit Goette an, dass auch die innen den Mund umgebende Schicht ektodermalen Ursprungs ist, so wird es allerdings unmöglich sein, einen nur annähernden Übergang zwischen dem inneren und äußeren Keimblatt noch festzustellen und die Grenzen zu bestimmen, an denen die beiden Keimblätter an einander stoßen; denn im Innenblatt nehmen die Zellen und Kerne von der Mundöffnung an nach den Seiten und nach der Basis zu ganz allmählich und kontinuirlich so lange an Größe zu, bis sie den großen Elementen des Fußes gleichen.

Vergleicht man die verschiedenen Zellformen am Mund, so gelangt man, wenn man die histogenetischen Entwicklungsstufen beider Keimblätter mit ins Auge fasst, zu ganz anderen Resultaten als Goette. Auf Längsschnitten zeigen hier beide Keimblätter in ihren Zellformen eine scharfe Differenzirung. Wenn früher die prostomiale Ektodermregion in ihren Zellen einen stark prismatischen Bau zu erkennen gab, so beginnt nun das den Mund umgebende Außenblatt sich mehr abzuflachen. Die Zellen geben ihre alte Form mehr und mehr auf und gehen allmählich in eine plattenartige Struktur über, während die Entodermzellen derselben Region um so mehr prismatisch und gepresst erscheinen, je weiter die oben besprochene Wucherung angehalten hat. In den Abbildungen Fig. 21, 23, 24 ist stufenweise die Abplattung zu verfolgen. Durch diese deutliche Verschiedenheit der beiden Blätter, welche mehr oder weniger vom Anfang der Entwicklung an bis zu 8- und 16tentakeligen Stadien mit Sicherheit verfolgt werden kann, erscheinen mir die Grenzen der beiden Keimblätter zweifellos sichergestellt. Die Stützlamelle springt scharf gegen den Mund vor, um kurz vor der Mundöffnung, dort wo Ento- und Ektoderm zusammenstoßen, jäh abzubrechen (in den Abbildungen *Gr*), ein Verhalten, welches nach der Goette'schen Auffassung wohl nicht gut möglich wäre, da sich dann die Stützlamelle vom Mund, dem von ihm beschriebenen »Schlundrohr« folgend, in die Tiefe senken müsste, um so zwischen beiden Keimblättern bis zur »Schlundpforte« und der Grenze der beiden Keimblätter sich fortzusetzen.

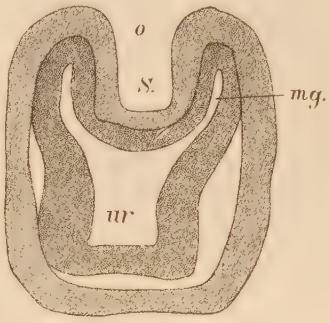
Allerdings fand ich unter den mannigfachen Serien der ersten Entwicklungsstufen nach der Anheftung einzelne Schnitte, welche zuerst eine gewisse Bestätigung der Goette'schen Anschauung nahe zu legen schienen.

In den Textfiguren 1 und 2 sind die Goette'schen schematischen Zeichnungen der Längsschnitte durch junge Larven vor Durchbruch des Mundes in der »Haupt- und Querebene« wiedergegeben (5, Taf. II, Fig. 18 und 19).

Nach Goette vertieft sich nach Abflachung des Anfangs konvexen Oralpols »die Mitte des flachen Ektoderms zu einer breiten aber sehr engen Tasche, welche in der Richtung ihrer Breite oder in der senkrechten Querebene der Larve den ganzen Zwischenraum zwischen den gegenüberliegenden ektodermalen Außenwänden aus-



Textfig. 1.



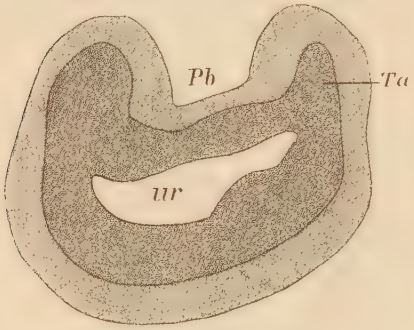
Textfig. 2.

Schematische Zeichnungen durch Stadien vor Durchbruch des Mundes. Nach Goette. 1, Längsschnitt der Larve in der Querebene. 2, Längsschnitt der Larve in der Hauptebene mit fertiger Schlundtasche und Magentaschen.

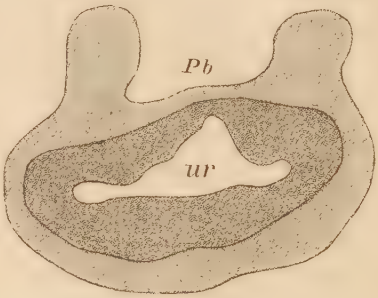
füllt und folglich den Entodermschlauch hinabdrängt, in der rechtwinkelig dazu stehenden Hauptebene aber zwischen sich und der Außenwand einen nach unten offenen Raum frei lässt, in welchem sich je ein schmaler Zipfel des Entodermschlauches einschiebt. Sehr bald wird die Ektodermtasche nicht nur tiefer, sondern erweitert sich auch in der Hauptebene, so dass sie ein Cylinderrohr bildet, dessen Boden mit dem Deckel der centralen Entodermhöhle flach zusammenstößt, während die nunmehr handschuhfingerförmigen Zipfel derselben etwas zur Seite gedrängt erscheinen« (5, p. 8). In der Tiefe dieser Einstülpung soll dann der Durchbruch des Mundes erfolgen (nach Goette »Schlundpforte«); »jenes Cylinderrohr ist der bleibende ektodermale Schlund, seine äußere Einstülpung der Mund, die beiden blindsackartigen Fortsätze des entodermalen Urdarmes aber, welche in der Hauptebene neben dem Schlund bis zur Höhe des Mundes aufsteigen, sind die zwei ersten Magentaschen«.

Die erste meiner Zeichnungen (Textfig. 3) könnte nach dieser Auffassung so gedeutet werden, dass der Schnitt zwischen »Haupt-

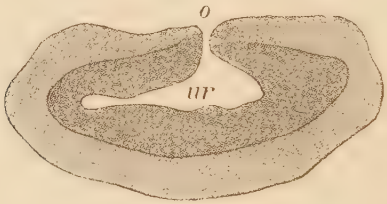
und Querebene« gefallen wäre, dort wo die Magentaschen der Hauptebene in die taschenlosen Theile der Querebene übergehen (etwa 45° zwischen den beiden Ebenen). Die die Magentaschen umgebenden Entodermpartien müssten dann durchschnitten sein, und man dürfte erwarten, auf den Nachbarschnitten ein Lumen oder wenigstens eine Zweischichtigkeit des inneren Keimblattes zu finden. Diese nach der Goette'schen Auffassung nothwendige Zweischichtigkeit des die



Textfig. 3.



Textfig. 4.



Textfig. 5.

Längsschnitte durch eine Larve. *ur*, Urdarm; *Pb*, Proboscis; *O*, Mund; *Ta*, Tentakelanlage. Fig. 3. Medianer Schnitt. Tentakelanlage durchschnitten. Fig. 4. Zweiter Schnitt. Ektoderm der Tentakel angeschnitten. Fig. 5. Fünfter Schnitt. Den schon geöffneten Mund zeigend.

Magentaschen umgebenden Entoderms war aber auf keinem der Präparate ersichtlich. Ich habe vielmehr mit Sicherheit auf dem skizzirten Schnitt feststellen können, dass ein »blindsackartiger Fortsatz des entodermalen Urdarmes« von irgendwie erheblichem Umfang niemals zur Ausbildung gelangen kann, da die Zellen des inneren Keimblattes sich bald zu einem einschichtigen Strang zusammenfinden und so eine Lumenbildung unmöglich machen.

Nach der Goette'schen Beschreibung einer centralen Einstülpung des oralen Ektoderms müsste naturgemäß auf allen Schnitten einer Serie, sofern sie nicht ganz seitlich gelegen sind, diese Einstülpung mehr oder minder deutlich zu erkennen sein. Schon der dritte

Schnitt widerlegt aber diese Auffassung (Textfig. 4). Hier sieht man, dass das innere Keimblatt an dieser Einstülpung nicht mehr Theil nimmt, sondern in gleichmäßiger Weise den Urdarm umgiebt. Nach GOETTE müsste man annehmen, dass hier das Ektoderm in zwei Schichten auf einander läge, da dann die Partie der Larve durchschnitten worden wäre, welche die taschenlose Querebene vorstelle (Textfig. 1). Aber in Wirklichkeit erweisen sich die ektodermalen Zellen tangential getroffen, so dass das Präparat einen typischen Flächenschnitt durch das äußere Keimblatt darstellt. Schließlich schwindet diese Ausstülpung mehr und mehr, so dass man schon nach zwei weiteren Schnitten (Textfig. 5) nur noch ganz geringe Reste von derselben beobachten kann, welche auf den folgenden sich ganz vermissen lassen.

Zieht man das Fehlen eines Lumens in diesen peristomialen Gebilden und die Art des Auftretens dieser Bildungen, welche nicht kontinuirlich den ganzen oralen Umkreis umfassen, sondern nur auf bestimmte Stellen beschränkt sind, in Betracht, so ist die Annahme wohl berechtigt, dass wir es mit den Anlagen der primären Tentakel zu thun haben, welche sich hier schon als warzen- bis zapfenförmige Erhebungen zu erkennen geben.

Am Grunde der »ektodermalen Einstülpung« müsste nach GOETTE der Durchbruch des Mundes zu erwarten sein. Auf Textfig. 5 ist aber ein Schnitt durch die Larve zu erkennen, der die soeben von mir ausgesprochene Ansicht bestätigt.

Es fällt sofort eine Öffnung des Urdarmes auf, welche das Coelenteron mit dem umgebenden Medium verbindet und nichts Anderes als den Mund bedeutet, welcher schon in einem früheren Stadium zur Entwicklung gelangte und hier etwas excentrisch verschoben erscheint. Ich muss hinzufügen, dass auf den Nachbarschnitten die Mundöffnung nicht mehr nachweisbar ist, dass mithin die geschilderten Verhältnisse nur auf sehr feinen Schnittserien mit Deutlichkeit erkannt werden können. Auch die an diesem Schnitt klar zu Tage tretenden histologischen Details bestätigen die Entwicklungsvorgänge, wie ich sie oben beschrieb.

Nach diesen Beobachtungen möchte ich daher annehmen, dass die Anschauung GOETTE's durch Schnitte hervorgerufen ist, welche vielleicht nicht fein und lückenlos genug waren, um die äußerst subtilen Verhältnisse genügend zu erhellen. Ich glaube, dass das von ihm beschriebene »Schlundrohr« nur durch das nach innen die jungen Tentakelanlagen umgebende Ektoderm und durch gewisse peristomiale

Ektodermpartien gebildet wurde, während der schon geöffnete Mund (vielleicht durch ungeeignete Präparation der Larven kollabirt) sich der Beobachtung entziehen konnte. Querschnitte, wie sie Goette abbildet (5, Taf. II, Fig. 20—22), blieben daher auch im Laufe meiner mannigfachen Untersuchungen ohne irgend welche Belege.

Hyde schloss sich den Goette'schen Anschauungen an und beschreibt ebenfalls eine Magentaschen- und Schlundrohrbildung. Im Wesentlichen dürften meine Ausführungen daher auch zu dieser Auffassung der Mundentwicklung in Gegensatz gebracht werden. An dieser Stelle würde es zu weit führen, auf die Einzelheiten der Entwicklung der verschiedenen nahverwandten Formen (8) einzugehen.

Ein Schlundrohr im Sinne Goette's konnte daher hier nicht nachgewiesen werden. Die innere Auskleidung des Mundes ist vielmehr entodermaler Natur, das Ektoderm reicht in Form flacher Zellen bis zum Munde heran, um dort mit dem inneren Keimblatt in Verbindung zu treten. Allerdings ist hiermit auch der Goette'sche Satz (5, p. 16), dass »das junge Scyphostoma von Anfang an die Organisation der Anthozoen wiederholt, aber zu keiner Zeit mit einem einfachen Hydropolypen oder einem solchen mit vier Magentaschen übereinstimmt«, nicht in Übereinstimmung zu bringen. Das von ihm beschriebene ektodermale Schlundrohr mit der am unteren Ende desselben gelegenen Schlundpforte, sowie die durch Septen getrennten Magentaschen konnten nicht zur Beobachtung gelangen.

Die phylogenetischen Beziehungen, die Goette auf Grund seiner Beobachtungen den Scyphopolypen zu den Anthozoen zuschrieb, scheinen daher nicht in dem Maße zu bestehen, wie Goette es annahm. Die junge Larve durchläuft in der That Entwicklungsstufen, die durchaus die Organisation des Hydropolypen rekapituliren, und das Fehlen eines ektodermalen Schlundrohrs, sowie das spätere Auftreten der Magenfalten und -rinnen dürfte immerhin geeignet sein, die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Scyphopolypen und Hydropolypen näher erscheinen zu lassen, als es meist angenommen wird.

5. Tentakelbildung, Entwicklung der Magenfalten und Längsmuskeln.

Bald nachdem die Mundbildung durch die Entodermwucherung ihren Anfang genommen hat, beginnt eine Neubildung der Larve, welche ihr schon äußerlich den Habitus eines Polypen verleiht. Das Mundfeld mit der mittelständigen Proboscis ist schon mehr oder weniger scharf gegen die seitlichen Partien abgesetzt und hier ent-

stehen an vier Stellen des Peristoms kleine warzenartige Gebilde, an deren Aufbau beide Keimblätter, ihren Lageverhältnissen entsprechend, Theil nehmen. Die vier Embryonalanlagen liegen einerseits in gleichen Abständen von der Mitte des Mundes, andererseits in gleich großen Entfernungen von einander. Die in ihren Anfangsstadien erst kugelartigen Anschwellungen gehen bald in kleine Höcker über, um dann noch weiter in die Länge zu wachsen und so die vier Primärtentakel zu bilden (Fig. 19, 20, 21).

Das Ektoderm der Tentakel unterscheidet sich von dem des übrigen Körpers des Scyphostoma durch die außerordentliche Anhäufung von Cnidoblasten, welche kontinuirlich, ohne Knöpfchenbildung, über den ganzen Tentakel zerstreut liegen und an dessen distalem Ende sich in dichtgedrängten Massen finden. Das Entoderm springt von der peristomialen Seite und den seitlichen Regionen gegen die Tentakelbasis vor und setzt sich bis zum distalen Ende des Tentakels fort. Hier liegen die Zellen des inneren Keimblattes scheibenartig auf einander, wie die einzelnen Stücke einer Geldrolle, in der Mitte einer jeden Zelle findet sich der Kern. Bemerkenswerth erscheint mir noch, dass die Zellkerne des Tentakels allmählich in distaler Richtung an Größe und Umfang zunehmen (Fig. 29). Die Tentakelanlagen entspringen an den Stellen, an welchen die Kerne des Ektoderms sich bezüglich ihrer Größe deutlicher von denen des Entoderms unterscheiden, als in unmittelbarer Umgebung des Mundes. Die Kerne der betreffenden Entodermzellen sind größer als die im Ektoderm und halten etwa die Mitte zwischen den beiden extremen Größen, die die Entodermkerne am Mundeingang und der Basis aufweisen. Eben solche Kerne finden sich auch in den proximalen Theilen der Tentakel, während sie nach dem distalen Ende hin an Größe und Volumen zunehmen, ohne jedoch ganz an diejenigen der basalen Entodermregion heranzureichen.

Die Anlage der Tentakel und ihr zeitlich verschiedenes oder zusammenfallendes Auftreten hat häufig Veranlassung zu Diskussionen gegeben. Haeckel (1, p. 12) sagt, »dass bei Aurelia und Chrysaora in der großen Mehrzahl der Fälle die vier primären Tentakel paarweise entstehen, zuerst zwei gegenständige, darauf zwei mit diesen wechselnde«, glaubt aber noch bemerken zu müssen, »dass in nicht wenigen Fällen alle vier primären Tentakel gleichzeitig entstehen und als gleich große konische Nesselwärzchen in gleichen Abständen um den Mund hervorsprossen«. Weiter bezeichnet er die Frage, ob ungleichzeitiges oder gemeinsames Emporsprossen der Tentakel statt-

finde, »als schwer oder gar nicht zu entscheiden, weil diese Exkrescenzen des Peristomrandes anfänglich äußerst kontraktil sind, bis zum völligen Verstreichen eingezogen und häufig paarweise abwechselnd ausgestreckt nnd eingezogen werden können«. Anderer Ansicht ist Claus: Er weist eine Täuschung durch Kontraktilität der Larve zurück und »hält (3, p. 6) seine Angaben über das ungleichzeitige Auftreten der vier primären Tentakel, sowie die auf dasselbe gestützte Schlussfolgerung von der bilateralen, erst nachher sich durch Egalisirung radiär gestaltenden Grundform aufrecht«. Goette hält die Tentakel, seiner komplicirten Theorie des Schlundrohrs und der Magentaschen folgend, als »sekundäre Anhangsgebilde« und glaubt, dass sie in Zahl und Stellung »die in den Magentaschen vorhandene Gliederung getreu wiederspiegeln« (5, p. 19). Er hält aber — trotzdem er die Magentaschen zuerst in der Zweizahl entstehen lässt — eine »vorläufige zweistrahlige Grundform des Scyphostoma für keineswegs begründet«, sieht vielmehr »in der Vierzahl der primären Magentaschen, welche sich an den Septen und Magenfalten wiederholt, die ursprüngliche Strahlgliederung der Scyphostomen«.

Was nun meine Untersuchung über diesen weiteren Entwicklungsvorgang anbelangt, so fand ich bei Aurelia aurita, eben so wie das bei Aurelia marginalis von Hyde beobachtet wurde, von einigen sehr seltenen Exemplaren mit nur drei Tentakeln abgesehen, stets vier Tentakelanlagen und bei etwas älteren Scyphostomen vier gleichmäßig ausgebildete Tentakel. Bei Aurelia aurita ist also von vorn herein die radiale Symmetrie durch das gleichzeitige Hervorsprossen der vier koordinirten Tentakel verbürgt, ohne vorher eine Übergangsstufe mit bilateralem Bau durchlaufen zu müssen. Die vierstrahlige Anordnung der sofort genauer zu besprechenden Magenfalten scheint durchaus geeignet, diese Auffassung zu bestätigen.

Den bis jetzt beschriebenen Entwicklungsvorgängen schließt sich nun eine fast gleichzeitig auftretende tiefgreifende Neubildung am Scyphostoma an, welche trotz mannigfachen Untersuchungen keineswegs ihre definitive Aufklärung gefunden hat. Es ist dies die Entwicklung der Magenfalten mit den später zu besprechenden Längsmuskelsträngen.

Noch während die vier primären Tentakel im Wachsthum begriffen sind, zeigen sich am oberen Theil des Entoderms, dort wo die seitlichen Partien des Innenblattes in die der Mundscheibe übergehen,

mit den Tentakelbasen alternirend, vier kleine längliche Einstülpungen der entodermalen Zellenfläche, welche bald an Größe zunehmen und faltenförmig von oben nach unten in den Centralmagen vorspringen. Die so gebildeten Entodermfalten setzen sich auf die Randpartie des Entoderms der Mundscheibe fort und verlieren sich rasch gegen den Mund zu. An den seitlichen Partien des Scyphostoma reichen die Gastralfalten auf den viertentakligen Stadien und eben so noch nach Ausbildung der Tentakel zweiter Ordnung, ein verhältnismäßig kurzes Stück in vertikaler Richtung hinab; sie nehmen an Mächtigkeit nach der Fußscheibe hin bald ab und verstreichen dann allmählich ganz in der ursprünglichen Auskleidung des Centralmagens. Die das Entoderm von außen begleitende Stützlamelle betheiligt sich an dieser Faltenbildung und erscheint in jungen Stadien an den betreffenden Stellen wulstförmig angeschwollen. Nehmen dann später die Gastralfalten durch weiteres Wachsthum zu, wie es bei achttentakligen Stadien leicht zu konstatiren ist, so rücken auch die Verdickungen der Stützlamelle gegen den Centralmagen vor, hängen aber durch eine dünne Verbindungsleiste mit der ursprünglichen Stützlamellenschicht kontinuirlich zusammen. Schon äußerlich dokumentirt sich die Existenz der Magenfalten an dem Polypenkörper, indem der allmählich stark becherförmig gewordene Körper des jungen Scyphostoma vier längliche flache Furchen zeigt, welche den entodermalen Magenfalten in ihren Lagebeziehungen zum ganzen Polypen entsprechen. Die perradialen, unterhalb der Tentakel gelegenen Seitenpartien des Polypenkörpers treten dann als längliche Ausbuchtungen der Seitenpartien hervor.

Durch das interradiale Vortreten der Falten in den Centralmagen müssen naturgemäß in den Perradien, in den oberen peripheren Theilen des Gastralraumes, Rinnen entstehen, die durch die einander zugewandten Seiten je zweier benachbarter Gastralfalten und den dazwischen liegenden perradialen Magenauskleidungen umgrenzt werden. Nach oben hin wird die Rinne durch die bei normaler Lage fast horizontal gestellte Mundscheibe stumpf abgeschnitten. Die Bildung der Magenrinnen ist also hier durch die Magenfaltenentwicklung bedingt und darf daher nicht als eine selbständige Neubildung, wie sie Goette beschrieben hat, angesehen werden. Die basalen am Scyphostoma peripher gelegenen Theile der Rinnen verhalten sich bei der Rinnenbildung durchaus neutral; die Magenrinnen sind Bildungen, die erst durch das Hervorfalten des Entoderms in den Interradien als nothwendige Begleiterscheinung zu Tage treten.

Was die Länge der Magenfalten anbetrifft, so fand ich sie bei vier- und achttentakeligen Stadien nur verhältnismäßig gering, so dass die Haeckel'sche Anschauung, dass die Magenfalten »den becherförmigen Körper seiner ganzen Länge nach durchziehen« (1, p. 14), nicht bestätigt ist. Die Falten durchsetzen vielmehr nur den oberen peripheren Theil des Centralmagens und reichen an den seitlichen Theilen des Entoderms eine verhältnismäßig kleine Strecke nach der Basis zu hinab, um dann gänzlich zu verstreichen, häufig schon ehe sie das erste Drittel des Centralmagens ganz überschritten haben.

Die Abbildungen Fig. 25—28 zeigen dieses Verhalten in deutlicher Weise. Der Polyp hatte bei der Konservirung seine normale Gestalt beibehalten, die Mundscheibe verharrte in fast horizontaler Lage, aus der sich nur die Proboscis etwas hervorhob. In Fig. 25 ist der Magen dort getroffen, wo er sich anschickt, sich cylindrisch einzuengen und in den dünneren Stiel überzugehen. Beide Keimblätter erscheinen hier in durchaus gleichförmiger Weise. Etwas höher zeigt Fig. 26 die veränderte Form, welche das Entoderm angenommen hat; die Magenfalten und -rinnen sind in ihrer Entwicklung verhältnismäßig weit vorgeschritten, die interradialen Entodermfalten haben sich von dem äußeren Keimblatt abgehoben und so der Stützlamelle Raum zu einer bis jetzt noch wulst- oder wallartigen Verdickung gegeben — die erste Anlage einer in Fig. 32 skizzirten und weiter unten noch genauer zu besprechenden Neubildung des Scyphostoma. Bald stoßen die Magenfalten und -rinnen nach oben in fast rechtwinkliger Richtung auf die Mundscheibe, jene verschmelzen mit dem Entoderm derselben, diese werden von ihr nach oben hin ab. gegrenzt. Fig. 27 zeigt einen Schnitt etwas oberhalb dieser Stelle. Das Ektoderm der Mundscheibe ist in tangentialer Richtung durchschnitten, die Proboscis und die Tentakelbasen heben sich mit scharfem Kontour von diesen ab. Auf einem weiteren Schnitt in Fig. 28 ist die Proboscis noch getroffen, die Tentakel sind schon isolirt.

Claus ist also im Irrthum, wenn er (3, p. 6) sagt, dass »die vierarmigen Polypenformen der vier Gastralwülste noch vollständig entbehren, und dass diese in den Radien der vier Zwischententakel erst während des Verwachsens der letzteren zur Anlage kommen«. Wenn auch die ersten Tentakelanlagen früher auftreten als die Entwicklung der Magenfalten beginnt, so fällt es dennoch nicht schwer, da das Scyphostoma einige Zeit auf dem Stadium mit vier Tentakeln

verharrt, Entwicklungsstadien aufzufinden, welche neue Anlagen der Tentakel zweiter Ordnung noch ganz vermissen lassen und trotzdem schon eine relativ weit vorgeschrittene Entwicklung der Magenfalten erkennen lassen.

Mit den Anschauungen Goette's, welcher die Anlagen der Magenfalten auf einem viel früheren Stadium von der Bildung der »Magentaschen« ausgehend beschreibt, stimmen die oben geschilderten Entwicklungsvorgänge nicht überein. Gewisse, mehr oder minder große scheinbare Ausstülpungen des Centralmagens lassen sich allerdings an einigen wenigen der untersuchten Larven nachweisen. Diese Bildung (Fig. 19 rechts), welche ein Vorhandensein von »Taschen« nahelegen könnte, entspricht aber nicht einer selbständig auftretenden Erweiterung des Magenlumens, wie es auf den ersten Blick scheinen möchte, sondern ist auf die oben beschriebenen Wucherungsvorgänge der peristomialen Entodermregionen zurückzuführen, welche bei einigen wenigen Larven sich in dieser stark ausgeprägten Weise zu erkennen giebt. Im Laufe der Entwicklung tritt diese stellenweise Verdickung der entodermalen Schicht mehr und mehr zurück. Wenn dann auf späteren Stadien schon Tentakel entwickelt sind, reicht der solide entodermale Tentakelstrang häufig nicht bis unmittelbar an das Lumen des Centralmagens, sondern er erweitert sich an seiner Basis ein wenig, um trichterförmig sich allmählich in die Auskleidung des Coelenterons fortzusetzen.

Ich möchte an dieser Stelle darauf hinweisen, dass die Benennung »Magentaschen« nach den von mir vorliegenden Untersuchungen leicht irreleitend ist, da »Taschen« in Wirklichkeit nicht nachgewiesen werden können; die durch die Gastralfalten hervorgerufenen Bildungen gleichen vielmehr nur »Rinnen« oder Nischen, niemals aber »Taschen«, da ein Schlundrohr überhaupt fehlt und nur ein zeitweises oder durch ungeeignete Konservirung hervorgerufenes Einsinken der in normalem Zustand nach oben strebenden Mundscheibe eine Taschenbildung vortäuschen kann.

Mit der Entwicklung der Magenfalten auf dem viertentakeligen Stadium sind nun die Voraussetzungen gegeben, an die die Entwicklung der intraseptalen Längsmuskel gebunden ist. Nachdem die Gastralfalten eine gewisse Größe erreicht haben, und während das Scyphostoma sich anschickt, die vier weiteren Tentakel zweiter Ordnung hervorwachsen zu lassen, beginnt die Mundscheibe im Umkreise der Proboscis sich etwas einzusenken; es entsteht so eine kreisför-

mige Furche, welche zwischen der Proboscis und den Tentakeln erster Ordnung weniger ausgeprägt erscheint, als in den interradialen Theilen des Peristoms. Dort, wo die Magenfalten von unten an die Mundscheibe herantreten, sind die Theile der peristomialen Einsenkung am deutlichsten zu erkennen. Schnittserien in der Richtung der Längsachse durch junge achtarmige Scyphostomen klären bald in deutlicher Weise über die inneren Ursachen dieser Erscheinung auf. Die interradialen Vertiefungen der Mundscheibe entstehen durch eine Ektodermeinstülpung an den betreffenden Stellen des Peristoms. Eine kleine Gruppe von Zellen rückt mehr in die Tiefe und bildet so einen spitzen kompakten Zapfen, der allmählich nach unten in die Stützlamelle der Magenfalten eindringt. Die ektodermalen Zellelemente geben hierbei ihre alte Form auf und gehen bald in eine faden- bis spindelförmige Gestalt über. Die Zellkerne erscheinen dann in der Mitte einer jeden Zelle gelegen. In Fig. 30 sind die Anfangsstadien dieser Bildung wiedergegeben; das Ektoderm hat hier mit der Einwucherung begonnen, die am weitesten in die Stützlamelle vorgeschobenen Zellen sind im Begriff, ihre sonst fast kubische Gestalt zu verlieren und in die Spindelform überzugehen. Bei weiterem Wachsthum des ganzen Scyphostoma nimmt diese Neubildung ebenfalls größere Dimensionen an, sie zieht sich durch das kurze Septum hindurch und reicht, nachdem dieses in der ungefalteten Auskleidung des Centralmagens gänzlich verstrichen ist, eine Strecke weit zwischen beiden Keimblättern nach dem basalen Theil des Polypen hin, wie dies in Fig. 31 angegeben ist.

Bald nach der Entwicklung der ersten Anlage zu einem längeren zapfenartigen Gebilde gehen in den Ektodermzellen, welche am weitesten nach unten in die Stützlamelle der Magenfalten vorgeschoben sind, weitgreifende Veränderungen vor sich. Fast gleichzeitig mit dem Übergang der Zellen in die Spindelform verschwindet die den an der Körperoberfläche gelegenen Ektodermzellen eigenthümliche körnige Struktur des Plasmas. Dasselbe erscheint auf einem Übergangsstadium fast vollkommen homogen, um dann bald darauf eine feine Streifung erkennen zu lassen. Die feinen Streifen verlaufen in leichter wellenartiger Richtung fast parallel der Wachsthumsrichtung der nunmehr als Muskelstrang zu bezeichnenden Neubildung; denn bei genauer Beobachtung dokumentiren sich die feinen Längsstreifen in dem Protoplasma als die Anlagen feiner Muskelfibrillen, welche innerhalb der Zellen in ihren peripheren Theil ausgeschieden sind. Ganz junge Stadien lassen selbst bei sehr starken

Vergrößerungen einen genauen Einblick in die Bildungsweise der Fibrillen nur schwer und unvollkommen zu, erst auf weiter ausgebildeten Stadien erscheinen die Strukturverhältnisse so klar, um mit Sicherheit eine Orientirung zu ermöglichen. Dort sieht man die Muskelfibrillen innerhalb der Zellen in einer verhältnismäßig geringen Anzahl im Protoplasma eingebettet; sie verlaufen am peripheren Theil der lang ausgezogenen Matrixzellen in gewissen Abständen von einander und erweisen sich als glatte Fibrillen. Das Protoplasma der Zellen ist weniger gekörnt und zeigt einen mehr homogenen Bau als die Zellen der äußeren Partien desselben Keimblattes. Die Grenzen der einzelnen Zellen lassen sich auf Längsschnitten kaum nachweisen, während Querschnitte durch die Längsmuskeln einen genaueren Einblick in die Struktur der Muskelzellen leicht gestatten. In Fig. 32 ist eine Abbildung eines Querschnittes eines achtarmigen Scyphostoma gegeben. Die Muskelfibrillen liegen hier innerhalb der Zellen als kleine, das Licht doppelt brechende spitz-ovale Gebilde. Sie sind excentrisch in der Peripherie angeordnet und zwar nur an den Theilen der Zellen, welche an die Stützlamelle der Gastralfalten angrenzen, während die an einander stoßenden Seiten der Muskelzellen die Fibrillen vermissen lassen. Eine direkte Folge davon ist, dass bei weiterer Ausbildung der Längsmuskelstränge, auch wenn sie mehrere Zellen dick sind, die Muskelfibrillen nur an der Peripherie des Gesammt-Muskelstranges zur Erscheinung treten.

In der Litteratur erfahren die Längsmuskelstränge verschiedene Deutung. Hinsichtlich ihrer Anlage scheint zwar allgemein von den Autoren die ektodermale Herkunft mit der Zeit bestätigt worden zu sein, jedoch ergeben sich Kontroversen in Beziehung auf gewisse Details. Die von Haeckel vertretene Anschauung, dass die Längsmuskelstränge (1, p. 14) ektodermaler Natur seien, aber von den seitlichen Wänden des Scyphostoma erzeugt würden, ist eben so wie die Goette'sche Beschreibung, dass der Trichter mit einem centralen Lumen eine Strecke weit in die Septen hineinrage, nach meinen Präparaten nicht haltbar. Der Längsmuskelstrang entsteht vielmehr aus einer Einwucherung gewisser Ektodermzellen des Peristoms in die Stützlamelle der Gastralfalten, aus einer Wucherung, die sich äußerlich durch Bildung einer kleinen muldenförmigen Vertiefung kund giebt. Ein Lumen oder ein Trichter konnte in der That nicht festgestellt werden; die in die Tiefe gerückten Ektodermzellen finden sich bald zu einem kompakten Zapfen zusammen und bilden so den massiven Muskelstrang.

Auf einen Punkt möchte ich noch verweisen, der bei Vergleichung meiner Abbildungen mit denjenigen von Claus und Goette, weniger mit denen von Hyde, sofort ins Auge springen muss. Es ist dies die geradezu enorme Ausbildung der Stützlamelle, die von beiden Autoren häufig in größerer Mächtigkeit wiedergegeben wird, als die verschiedenen Keimblätter. Es war mir unmöglich, sowohl von Larven aus den Zuchtaquarien als von frischen Scyphostomen aus der Ostsee Präparate zu erzielen, die auch nur annähernd eine solche Ausbildung der Stützlamelle erkennen ließen. In meinen zahlreichen Schnittserien markirt sich die Stützlamelle als ein scharfer Kontour, der beide Keimblätter bis zu ihrem Verschmelzungspunkte trennt und nur stellenweise, besonders in den Gastralfalten bis zu einem gewissen Grade anschwillt, niemals aber auch nur annähernd an die Verhältnisse der oben erwähnten Zeichnungen heranreicht.

Zum Schluss möchte ich noch einer Beobachtung Erwähnung thun, welche vielleicht geeignet ist, in rein biologischer Beziehung ein gewisses Interesse für sich in Anspruch zu nehmen. Ich fand in Längsschnitten eines achttentakeligen Scyphostoma die Entodermzellen des Centralmagens fast durchweg mit je einem, seltener mit zwei eigenthümlichen Einschlüssen im Protoplasma versehen, eben so waren im äußeren Keimblatt die Körper, wenn auch weniger häufig, nachzuweisen. Die Einschlüsse sind kugelige bis rund-ovale Körper, welche auch nach der Behandlung mit Alkohol noch eine gelbgrünliche Färbung zeigen und von einer doppelt kontourirten Membran umgeben zu sein scheinen. Innerhalb dieser Membran lässt sich eine waben- bis schaumartige Plasmastruktur erkennen und ein etwas excentrisch gelagerter Kern. An Größe übertreffen die Körper des Innenblattes die des Ektoderms um das Doppelte, hier liegen sie fast in Höhe der Zellkerne, dort meist an dem Ende der entodermalen Zelle, welches dem Centralmagen zugewandt ist. Die Zellkerne erscheinen dann aus ihrer normalen Lage herausgedrängt, etwas nach der Stützlamelle hin verschoben zu sein. Schon das Vorhandensein von Kernen in den Fremdkörpern, sowie die Thatsache, dass Kerne zu finden waren, welche karyokinetische Theilungsstadien repräsentiren, und dass auch ganze Zellkörper sich schon getheilt hatten, Fig. 33*a*, ließen mich zu der Auffassung gelangen, dass hier wahrscheinlich eine Symbiose des betreffenden Scyphostoma mit Algenzellen (Zoochlorellen) stattgefunden hatte. In gewisser Übereinstim-

mung scheinen die von mir aufgefundenen Körper mit denen zu stehen, welche die Gebrüder Hertwig bei Actinien als gelbe Zellen beschrieben (9). Die verschiedene Struktur des Protoplasmas der Zellen, sowie das regelmäßige Auftreten bei Actinien und die Anhäufung der Körper in einer Gewebszelle lassen gewisse Unterschiede zwischen beiden Arten von Zoochlorellen erkennen.

Die durch meine Untersuchungen gewonnenen Resultate lassen sich in folgender Weise zusammenfassen:

1) Die Blastula repräsentirt eine aus fast durchweg gleichförmigen Zellen gebildete Hohlkugel mit central gelegenem Blastocoel.
2) Einige Zellen wandern aus dem Blastoderm aus und fallen einer baldigen Degeneration im Blastocoel anheim.
3) Die Gastrulation erfolgt durch typische Invagination; es beginnt dieser Process an einer kleinen Fläche des Blastoderms, so dass ein enger Blastoporus sich bildet. Der Blastoporus wird im Verlauf der weiteren Entwicklung niemals ganz geschlossen, sondern persistirt als äußerst feiner Kanal bis zur Mundbildung.
4) Selten scheinen auch einzelne Zellen aus dem schon gebildeten Entoderm sich loszulösen und in das Archenteron zu gelangen, um hier ebenfalls zu degeneriren.

   Ein Durchtritt von Zellen oder Zellresten aus dem Blastocoel durch die sich einstülpende Schicht in das Coelenteron ist durch die Beschaffenheit und das feste epithelartige Gefüge der das Entoderm bildenden Zellelemente unmöglich gemacht. Die Degeneration der eingewanderten Zellen im Blastocoel verhindert ihre Theilnahme an der Bildung des Entoderms.
5) Schon während des Auswachsens der häufig noch kugelförmigen Gastrula zur langovalen Planula zeigt das Entoderm am oralen Pol kleinere Zellen als am aboralen Pol. Stärkere Zelltheilung mit allmählicher Verminderung der Zell- und Kernvolumina nach dem oralen Pol hin scheint diese Differenzirung der entodermalen Zellen herbeizuführen.
6) Nach Anheftung der Larve nimmt diese entodermale Zellwucherung an Umfang zu. Das Prostoma geht in den definitiven Mund über, welcher in gleichmäßiger Weise von beiden Keimblättern umgrenzt wird. Schlundrohr und Magentaschen konnten nicht beobachtet werden.

7) Die vier primären Tentakel entstehen gleichzeitig an der jungen Larve bald nach der Mundbildung.
8) An Entwicklungsstufen mit den vier primären Tentakeln zeigen sich in den oberen seitlichen Partien des Entoderms vier kleine längliche interradiale Einstülpungen, welche bald faltenförmig in den Gastralraum vorspringen und die Magenfalten liefern. Die Stützlamelle betheiligt sich an dieser Bildung.
9) Alternirend mit den interradialen Magenfalten kommen Magenrinnen (perradial) zur Ausbildung, welche nicht als Neubildung eigener Art anzusprechen, sondern ursächlich durch die Magenfaltenentwicklung bedingt sind.
10) Vier interradiale ektodermale Einsenkungen des Peristoms liefern zapfenartige Zellstränge, welche sich bald in die Stützlamelle der Gastralfalten fortsetzen und hier peripher gelagerte Muskelfibrillen ausscheiden.

Rostock, im December 1899.

Litteraturverzeichnis.

1. E. Haeckel, Metagenesis und Hypogenesis von Aurelia aurita. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und zur Teratologie der Medusen. Jena 1881.
2. C. Claus, Denkschrift der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Wien 1878. »Studien über Polypen und Quallen der Adria.«
3. C. Claus, Untersuchungen über die Organisation der Medusen. Prag und Leipzig 1883.
4. C. Claus, Über die Entwicklung des Scyphostoma von Cotylorhiza, Aurelia und Chrysaora. Wien 1890.
5. A. Goette, Entwicklungsgeschichte der Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata. Hamburg und Leipzig 1887.
6. A. Goette, Claus und die Entwicklung der Scyphomedusen. Leipzig 1891.
7. Frank Smith, The Gastrulation of Aurelia flavidula. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. At Harvard College. Vol. XXII. No. 2. Cambridge U. S. A. 1891.
8. J. H. Hyde, Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVIII. p. 531.
9. O. u. R. Hertwig, Studien zur Blättertheorie. Die Actinien. Jena 1879.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen:

ALgm, Anlage des Längsmuskels;
B, Blastocöl;
Bl, Blastoporus;
BR, Reste des Blastocöls;
Ce, Archenteron;
Cm, Centralmagen;
Do, Dotter;
Ec, Ektoderm;
En, Entoderm;
Fu, Fußscheibe;
Gr, Grenze zwischen Ekto- und Entoderm;
K, Kerne;
Lgm, Längsmuskel;
Mgf, Magenfalte;
Mgr, Magenrinne;
O, Mund;
Pb, Proboscis;
Pb', Anlage der Proboscis;
Pr, Prostoma;
St, Stützlamelle;
T, Tentakel;
Ta, Anlage des Tentakels;
Tb, Basis des Tentakels;
Z, degenerirtes Zellmaterial;
Zo, Zoochlorellen.

Tafel XXIV und XXV.

Fig. 1. Medianer Schnitt durch eine Blastula. Eingewanderte Zellen. *E'*, Kern in Wanderung begriffen. Vergr. 490.

Fig. 2. Medianer Schnitt durch eine Blastula. Eingewanderte Zellen und deren Restbestände. *E'*, Kern einer in der Wanderung weiter vorgeschrittenen Zelle. Vergr. 490.

Fig. 3. Extrem vergrößertes Blastocoel mit auffallend großer Anhäufung von Dottermaterial in demselben. Vergr. 490.

Fig. 4. Längsschnitt eines Invaginationsstadiums eines dotterärmeren Embryonen. Vergr. 490.

Fig. 5. Querschnitt eines Invaginationsstadiums eines dotterärmeren Embryonen. Vergr. 490.

Fig. 6 u. 7. Längsschnitte durch Invaginationsstadien dotterreicherer Embryonen. Vergr. 490.

Fig. 8. Schiefer Schnitt durch eine Gastrula. Links die beginnende Aufhellung des aboralen Pols schon andeutend. Extrem großes Archenteron mit fast kubischen Entodermzellen. Vergr. 490.

Fig. 9. Querschnitt durch eine Gastrula mit auffallend kleinem Archenteron und großen Entodermzellen. Vergr. 490.

Fig. 10. Theil eines Querschnittes einer Gastrula. *X*. Dottermaterialreste. Vergr. 490.

Fig. 11. Theil eines Querschnittes einer Gastrula. *X'*, eine aus dem Entodermverbande sich loslösende Zelle. Vergr. 490.

Fig. 12. Querschnitt einer Planula. *X''*, degenerirtes Zellmaterial mit größeren und kleinen Chromatinkörnchen im Archenteron. Vergr. 490.

Fig. 13. Längsschnitt durch den oralen Pol einer Planula. Vergr. 490.

Fig. 14. Derselbe Längsschnitt. Vergr. 290.

Fig. 15. Larve kurz nach der Anheftung. Längsschnitt. Vergr. 335.

Fig. 16. Oraler Pol, stärker vergrößert. Vergr. 550.

Fig. 17. Larve ca. $1^1/_2$ Tag nach der Anheftung. Entodermale Wucherung weiter vorgeschritten. Längsschnitt. Vergr. 335.

Fig. 18. Oraler Pol, stärker vergrößert. Vergr. 550.

Fig. 19. Larve, ca. drei Tage nach der Anheftung. Weiteres Stadium mit geöffnetem Mund. Anlage der Proboscis. Längsschnitt. Vergr. 335.

Fig. 20. Längsschnitt durch ein Entwicklungsstadium, ca. fünf Tage nach der Anheftung. Links Anlage eines Tentakels angeschnitten. Vergr. 335.

Fig. 21. Perradialer Längsschnitt durch ein etwas älteres Stadium. Links Tentakelbasis angeschnitten, rechts Tentakel median getroffen. Vergr. 335.

Fig. 22. Gleichalteriges Stadium wie Fig. 21 mit ungewöhnlich starker Kontraktion. Längsschnitt. Vergr. 335.

Fig. 23 u. 24. Interradiale Längsschnitte durch die Proboscis viertentakeliger Stadien, allmähliche Abflachung der Ektodermzellen des Peristoms. Vergr. 550.

Fig. 25—28. Querschnitte durch ein viertentakeliges Scyphostoma. Vergr. 335.

Fig. 25. Centralmagen unterhalb der Mitte getroffen.

Fig. 26. Centralmagen oberhalb der Mitte getroffen. Anlage der Magenfalten und -Rinnen mit wulstförmiger Verdickung der Stützlamelle.

Fig. 27. Mundscheibe in tangentialer Richtung getroffen. Proboscis und Tentakelbasen durchschnitten.

Fig. 28. Proboscis und Tentakel isolirt getroffen.

Fig. 29. Achtarmiges Scyphostoma, zwei primäre Tentakel median getroffen. Längsschnitt. Vergr. 335.

Fig. 30. Älteres viertentakeliges Scyphostoma. Tentakelbasis angeschnitten. Furchenartige Einsenkung des Peristoms und Anlage des Längsmuskelstranges. Vergr. 550.

Fig. 31. Junges achttentakeliges Scyphostoma. Längsmuskelstrang weiter ausgebildet. Primärer Tentakel angeschnitten. Vergr. 335.

Fig. 32. Querschnitt durch eine Magenfalte eines achttentakeligen Scyphostoma. Längsmuskelstrang mit peripher gelagerten Muskelfibrillen. Zeiss, Apochr. Vergr. 830.

Fig. 33. Zoochlorellen in den Zellen beider Keimblätter eines achttentakeligen Scyphostoma. Zeiss, Apochr. Vergr. 830.

Fig. 33*a*. Zoochlorellen in karyokinetischer Kern- und Zelltheilung. Stärker vergrößert.

Sämmtliche Zeichnungen sind nach Schnitten von 3 und 5 μ mit der Camera lucida (Zeiss) entworfen.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

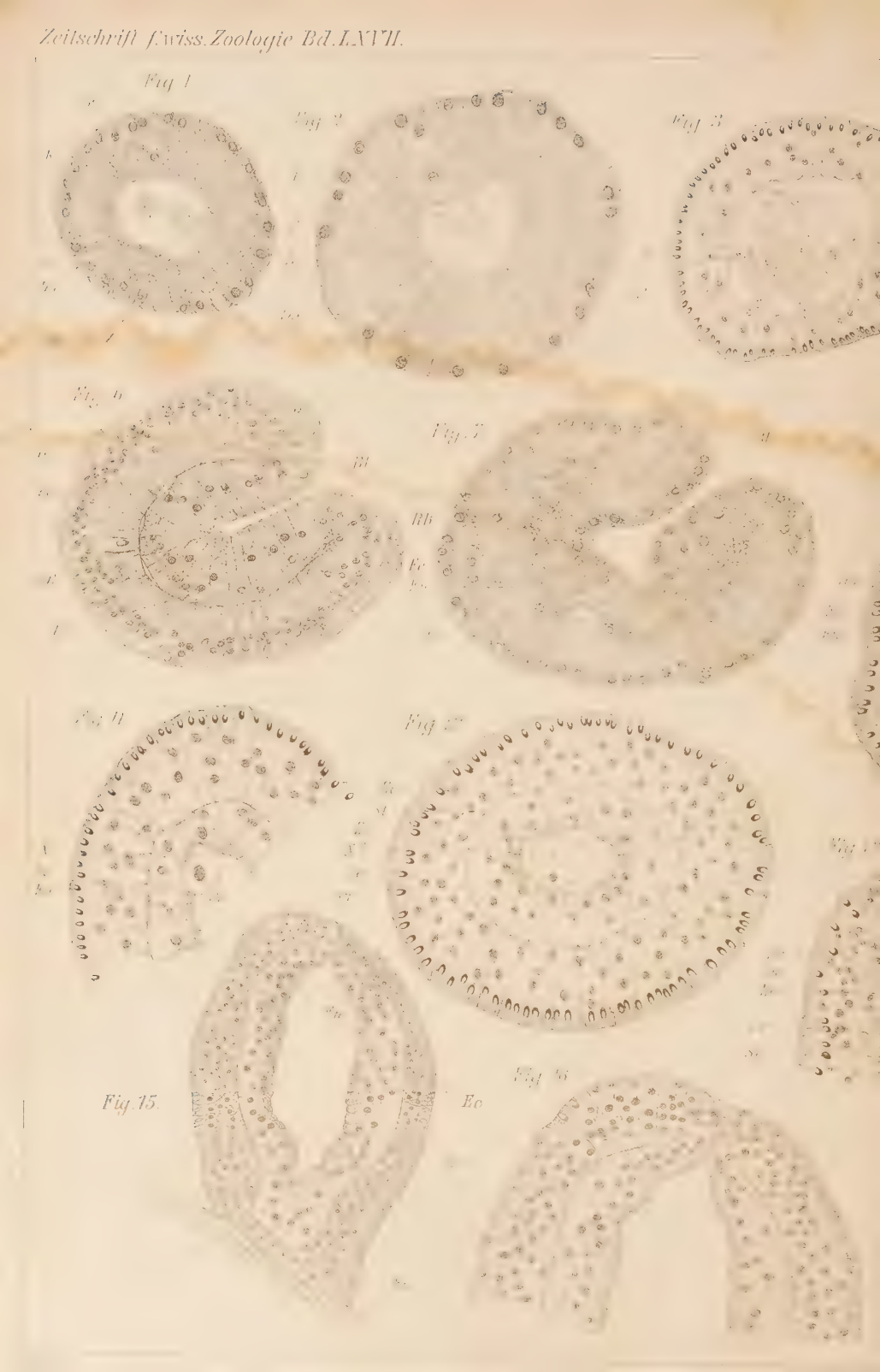
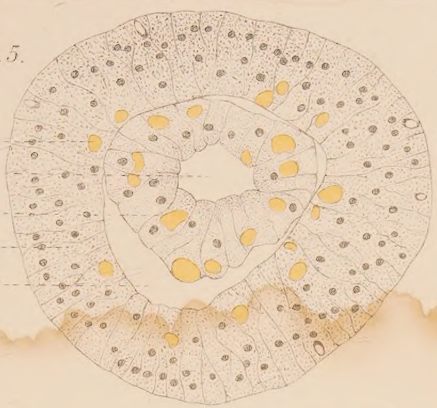


Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 7
Fig. 11
Fig. 12
Fig. 15.
Fig. 16
Ec

Fig. 4.

Fig. 5.



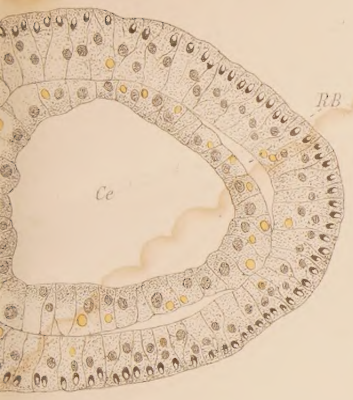


Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 14.

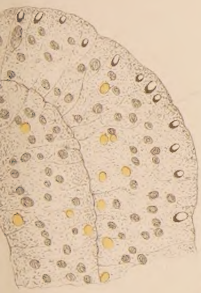
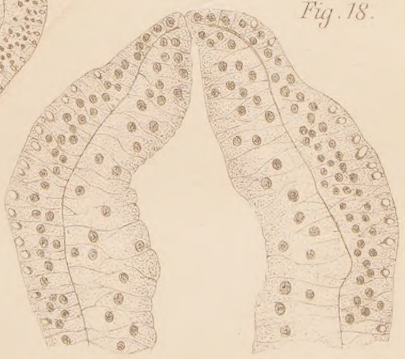


Fig. 17.

Fig. 18.



...nann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.